

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIERES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
GENEVIEVE LAURIN

DÉMOGRAPHIE, MORPHOMÉTRIE ET FÉCONDITÉ
CHEZ DEUX POPULATIONS QUÉBÉCOISES
DE GRENOUILLES DU NORD (RANA SEPTENTRIONALIS)

AVRIL 1994

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

RÉSUMÉ

Chez la Grenouille du Nord (Rana septentrionalis), la longueur corporelle des individus augmente avec la latitude. Selon Schueler (1975), ce gradient de taille pourrait s'expliquer par la présence du Ouaouaron (R. catesbeiana) dans la partie sud de l'aire de distribution de la Grenouille du Nord. Dans cette région (situation de sympatrie), les Grenouilles du Nord adopteraient alors une tactique écologique de type r, mûrissant plus hâtivement que les individus vivant au nord de la limite de distribution du Ouaouaron (situation d'allopatrie), ces derniers démontrant plutôt une tactique de type K. La présence du Ouaouaron pourrait également affecter la morphologie du museau de la Grenouille du Nord par phénomène de déplacement de caractère, les deux espèces étant reconnues compétitrices pour les ressources alimentaires. Il est également probable que les variations de taille corporelle des Grenouilles du Nord en sympatrie et en allopatrie avec le Ouaouaron se reflètent sur la fécondité des femelles. Les individus des populations nordiques, de plus grande taille corporelle, bénéficient vraisemblablement d'un espace corporel plus important pour la production des oeufs. Ce plus grand espace peut se traduire par un nombre d'oeufs plus élevé ou par la production d'oeufs de plus grande taille, ou par une combinaison de ces caractéristiques.

Dans le cadre de la présente étude, trois objectifs principaux étaient visés: comparer les patrons de croissance et la structure d'âge chez des Grenouilles du Nord partageant le milieu avec le Ouaouaron à ceux de

Grenouilles du Nord vivant en conditions d'allopatric et comparer chez les Grenouilles du Nord provenant de ces deux types de milieux les paramètres morphométriques de la tête et les paramètres de fécondité des femelles (nombre, masse totale et individuelle des oeufs). Les populations de Grenouille du Nord (Rana septentrionalis) étudiées au cours de ce travail provenaient des réserves Ashuapmushuan (conditions d'allopatric) et Mastigouche (conditions de sympatric dans les lacs Chamberlain, Lafond, Mastigou et Montour et d'allopatric dans le lac Smith). Les paramètres démographiques (croissance et structure d'âge) de ces populations ont été étudiés à l'aide de la méthode squelettochronologique de détermination d'âge, par examen de coupes diaphysaires de phalanges.

Dans la réserve Mastigouche, les spécimens vivant en conditions d'allopatric dans le lac Smith ne se distinguent pas des individus conspécifiques vivant en conditions de sympatric dans les autres lacs étudiés, sauf par une longueur corporelle plus grande à 1 an. Les individus provenant de la réserve Ashuapmushuan sont en général plus âgés (2,1 ans chez les femelles et 1,8 ans chez les mâles) que ceux de l'ensemble de la réserve Mastigouche (1,6 ans et 1,2 ans respectivement). Les individus de la réserve Ashuapmushuan atteignaient la maturité sexuelle en moyenne à l'âge de 2 ans, alors que ceux de l'ensemble de la réserve Mastigouche y parvenaient en général dès l'âge de 1 an. L'âge moyen des adultes était significativement plus élevé chez les spécimens de la réserve Ashuapmushuan (2,4 ans chez les femelles et 2,2 ans chez les mâles) que chez ceux provenant de l'ensemble de la réserve Mastigouche (1,7 ans et 1,3 ans respectivement). Selon Schueler (1975), la pression de prédation exercée par le Ouaouaron sur les Grenouilles du Nord pourrait jouer un rôle

important dans ce phénomène, mais les résultats obtenus n'appuient pas cette hypothèse. Les facteurs invoqués pour expliquer l'établissement de ces différences sont la phénologie de la reproduction, la pression exercée par d'autres espèces de prédateurs que le Ouaouaron, les mécanismes physiologiques, le climat et les conditions de reproduction.

Le dimorphisme sexuel de taille favorisait les femelles et atteignait des valeurs similaires (longueur museau-cloaque femelles/mâles $\approx 1,10$) dans tous les groupes. La croissance corporelle en longueur était plus importante et plus rapide chez les femelles que chez les mâles, dans tous les groupes étudiés. Elles atteignaient également la maturité sexuelle à un âge significativement plus avancé que les mâles chez les individus de l'ensemble de la réserve Mastigouche (test de t, $p < 0,05$). Le dimorphisme sexuel observé chez R. septentrionalis dans la réserve Mastigouche résultait ainsi probablement de la conjugaison de la longévité accrue, de la maturation retardée et du taux de croissance supérieur observés chez les femelles, alors que dans la réserve Ashuapmushuan, il serait attribuable à un taux de croissance supérieur chez les femelles, à la fois pendant la période d'immaturité sexuelle et pendant toute la vie adulte. Dans la réserve Ashuapmushuan, la LMC moyenne des adultes était supérieure à celle observée dans l'ensemble de la réserve Mastigouche, ce qui pourrait être attribuable à une taille plus importante à la métamorphose, due à une période larvaire prolongée chez les Grenouilles du Nord de la réserve Ashuapmushuan et à un taux de croissance post-métamorphique égal ou supérieur à celui des individus de l'ensemble de la réserve Mastigouche pendant l'ensemble de la période de croissance et à des âges moyens plus avancés.

Les résultats des analyses de covariance indiquent que la mâchoire est plus large chez les mâles que chez les femelles dans les deux réserves; elle est également plus haute que celle des femelles dans la réserve Ashuapmushuan. Les comparaisons d'individus de même sexe entre les deux réserves révèlent que les femelles de la réserve Ashuapmushuan ont la mâchoire plus large et plus longue, à taille égale, que celle des femelles de la réserve Mastigouche. Les mâles des deux réserves sont semblables quant aux mensurations relatives de leurs mâchoires. Aucune différence notable n'a été observée quant à l'étendue de variation de taille des items trouvés dans les estomacs des individus des deux réserves. Les estomacs des individus de la réserve Ashuapmushuan contenaient cependant en moyenne un nombre et une masse d'items plus élevés que ceux des individus provenant de la réserve Mastigouche. Les variations minimales de la morphométrie du museau ne semblait donc pas affecter la capture et l'absorption des proies, ni expliquer les différences quant au nombre et à la masse totale des proies.

Les masses d'oeufs prélevées dans la cavité corporelle des femelles contenaient un nombre d'oeufs significativement plus élevé chez les spécimens de la réserve Ashuapmushuan que chez les femelles de la réserve Mastigouche, même lorsque l'effet de la taille corporelle était compensé. La fécondité était donc plus importante chez les femelles de la réserve Ashuapmushuan que chez celles de la réserve Mastigouche (Iacs Smith et Montour). Le poids total et individuel des oeufs ne différait pas significativement entre les femelles de ces groupes lorsque l'effet de la taille corporelle était éliminé. Selon ces données, les femelles de la réserve Mastigouche ne sembleraient pas adopter une tactique de type r quant à la

fécondité, puisque cette hypothèse prédit qu'elles devraient présenter un nombre moyen d'oeufs plus élevé que les femelles de la réserve Ashuapmushuan, vivant en conditions d'allopatric avec le Ouaouaron. L'hypothèse de Schueler (1975) quant à l'adoption des tactiques de type r et K par la Grenouille du Nord en présence ou en l'absence du Ouaouaron ne semble donc pas s'appliquer à la fécondité des femelles.

REMERCIEMENTS

La réalisation de ce travail a été permise grâce à l'apport de plusieurs personnes. J'aimerais d'abord remercier MM. Daniel Courtois et Patrick Carrier pour leur assistance technique. Le Dr Antoine Aubin et le Dr Pierre Magnan ont fourni de précieux conseils lors de l'analyse des données. M. Réal Cantin a également apporté son soutien technique et moral au cours des nombreuses corrections apportées aux tableaux et figures. Enfin, j'aimerais remercier mon directeur de thèse, le Dr Raymond "Jr." Leclair, pour sa patience et son aide indispensable au cours de toutes les étapes de ce projet.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	i
REMERCIEMENTS.....	vi
TABLE DES MATIERES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
LISTE DES FIGURES.....	xii
LISTE DES PHOTOGRAPHIES ET ANNEXES.....	xvii
1.0 INTRODUCTION.....	1
2.0 MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	10
2.1 Site d'étude.....	10
2.2 Récolte des spécimens.....	12
2.3 Squelettochronologie.....	14
2.4 Morphométrie du museau.....	17
2.5 Régime alimentaire.....	18
2.6 Fécondité.....	19
3.0 RÉSULTATS.....	21
3.1 Caractéristiques de l'effectif.....	21
3.2 Squelettochronologie.....	23
3.2.1 Histomorphologie.....	23
3.2.2 Structure d'âge.....	26
3.2.2.1 Réserve Ashuapmushuan.....	26
3.2.2.2 Réserve Mastigouche.....	27
3.2.3 Patrons de croissance.....	30
3.2.3.1 Rétrocalcul.....	30
3.2.3.2 Réserve Ashuapmushuan.....	32

3.2.3.3 Réserve Mastigouche.....	33
3.2.3.4 Comparaison entre lacs et entre réserves.....	35
3.3 Morphométrie du museau	37
3.4 Régime alimentaire	38
3.5 Fécondité	40
3.5.1 Réserve Ashuapmushuan.....	40
3.5.2 Réserve Mastigouche.....	41
3.5.3 Comparaison entre les différents lacs.....	42
4.0 DISCUSSION	43
4.1 Applicabilité de la méthode squelettochronologique chez <u>R. septentrionalis</u>	43
4.2 Squelettochronologie.....	46
4.2.1 Histomorphologie	46
4.2.2 Structure d'âge et longévité.....	47
4.2.3 Structure de taille corporelle	53
4.2.3.1 Établissement du dimorphisme sexuel de taille	53
4.2.3.2 Différences inter-sites.....	55
4.2.3.3 Hypothèse de Schueler	58
4.3 Morphométrie du museau et régime alimentaire	62
4.4 Fécondité	66
5.0 CONCLUSION	70
6.0 RÉFÉRENCES	74

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Provenance et effectifs des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs)	89
Tableau 2. Longueur museau-cloaque (LMC) moyenne mesurée chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs)	90
Tableau 3. Nombre d'ostéocytes par millimètre carré visibles dans l'os périostique sur des coupes de phalanges des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs)	91
Tableau 4. Résumé de l'analyse de covariance comparant les droites d'estimation de la relation de la longueur museau-cloaque en fonction du périmètre externe de la phalange chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche	92
Tableau 5. Paramètres des droites d'estimation de la longueur museau-cloaque (mm) en fonction du périmètre externe de la phalange (mm) chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche.....	93

Tableau 6. Age moyen des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs).....	94
Tableau 7. Longueurs museau-cloaque (LMC) rétrocalculées des Grenouilles du Nord capturées dans la réserve Ashuapmushuan.....	95
Tableau 8. Longueurs museau-cloaque (LMC) rétrocalculées des Grenouilles du Nord capturées dans la réserve Mastigouche	96
Tableau 9. Comparaison des longueurs museau-cloaque (LMC; mm) rétrocalculées à 1 an des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs).....	97
Tableau 10. Valeurs moyennes de la largeur, la hauteur et la longueur du museau, ainsi que du rapport hauteur/longueur (h/lo) du museau chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990	98

Tableau 11. Paramètres des droites d'estimation de la largeur, la hauteur, la longueur et du rapport hauteur/longueur (h/lo) du museau en fonction de la longueur museau-cloaque chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990	99
Tableau 12. Résultats de l'analyse de covariance effectuée sur la largeur, la hauteur, la longueur et le rapport hauteur/longueur (h/lo) du museau chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990	100
Tableau 13. Fréquences pondérales et de présence et abondance totale des différents types de proies trouvées dans les estomacs de Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche	101
Tableau 14. Nombre et poids des oeufs contenus dans la cavité corporelle des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs).....	102
Tableau 15. Résultats des analyses statistiques effectuées sur les paramètres de fécondité observés chez les Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs)	103

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Taille moyenne des Grenouilles du Nord adultes dans différentes localités du Québec et de l'Ontario, selon Schueler (1975)	104
Figure 2. Distribution de la Grenouille du Nord en Amérique du Nord (encadré) et au Québec; tiré de Leclair 1985	105
Figure 3. Distribution du Ouauaron en Amérique du Nord (encadré) et au Québec; tiré de Leclair 1985.....	106
Figure 4. Localisation des sites d'étude	107
Figure 5. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Ashuapmushuan (n = 88), étés 1990 et 1991	108
Figure 6. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche (n = 122), étés 1990 et 1991.....	109
Figure 7. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Chamberlain (n = 14), été 1990	110

- Figure 8. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Montour (n = 13), été 1990111
- Figure 9. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Mastigou (n = 32), étés 1990 et 1991112
- Figure 10. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Lafond (n = 16), été 1991113
- Figure 11. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Smith (n = 11), été 1990, printemps et été 1991114
- Figure 12. Distribution de fréquence de la circonférence de la cavité médullaire et de la première ligne d'arrêt de croissance observée sur des coupes transversales de phalanges de Grenouilles du Nord provenant des réserves Ashuapmushuan et Mastigouche, 1990 et 1991115
- Figure 13. Structure d'âge des Grenouilles du Nord provenant de la réserve Ashuapmushuan, été 1990 et printemps 1991116

Figure 14. Structure d'âge des Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Smith, été 1990 et printemps 1991	117
Figure 15. Structure d'âge des Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Mastigou, printemps et été 1991	118
Figure 16. Structure d'âge des Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lacs Chamberlain, Lafond et Montour, 1990	119
Figure 17. Droites d'estimation de la longueur museau-cloaque en fonction du périmètre externe de la phalange chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche	120
Figure 18. Croissance en longueur des Grenouilles du Nord tel qu'établi par le rétrocalcul; individus provenant de la réserve Ashuapmushuan, 1990 et 1991	121
Figure 19. Croissance en longueur des Grenouilles du Nord tel qu'établi par le rétrocalcul; individus provenant de la réserve Mastigouche, lac Smith (allopatrie), 1990 et 1991	122

- Figure 20. Croissance en longueur des Grenouilles du Nord tel qu'établi par le rétrocalcul; individus provenant de la réserve Mastigouche, lacs Chamberlain, Lafond, Mastigou et Montour (sympatrie), 1990 et 1991123
- Figure 21. Croissance en longueur des Grenouilles du Nord tel qu'établi par le rétrocalcul; individus provenant de la réserve Ashuapmushuan, du lac Smith et des lacs sympatriques de la réserve Mastigouche, 1990 et 1991124
- Figure 22. Droites d'estimation de la largeur du museau en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990.....125
- Figure 23. Droites d'estimation de la hauteur du museau en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990.....126
- Figure 24. Droites d'estimation de la longueur du museau en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990.....127

- Figure 25. Diagrammes de dispersion du rapport hauteur/longueur du museau en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990.....128
- Figure 26. Droites d'estimation du nombre d'oeufs en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche (lacs Smith et Montour)129
- Figure 27. Droites d'estimation du poids total des oeufs en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche (lacs Smith et Montour)130
- Figure 28. Droites d'estimation du poids individuel des oeufs en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche (lacs Smith et Montour)131

LISTE DES PHOTOGRAPHIES ET ANNEXES

Photos 1 et 2. Coupes transversales diaphysaires de phalanges de Grenouilles du Nord, contenant une couche d'os endostéal à l'intérieur de la cavité médullaire.....	132
Photo 3. Coupe transversale diaphysaire de phalange de Grenouille du Nord, contenant des ostéones	133
Photo 4. Coupe transversale diaphysaire de phalange de Grenouille du Nord provenant du lac Lafond	134
Photo 5. Coupe transversale diaphysaire de phalange de Grenouille du Nord provenant du lac Smith	134
Photo 6. Coupe transversale diaphysaire de phalange de Grenouille du Nord provenant de la réserve Ashuapmushuan	135
Photo 7. Coupe transversale diaphysaire de phalange de Grenouille du Nord provenant de la réserve Mastigouche	135
Annexe 1 Localisation des lacs échantillonnés dans la réserve Mastigouche	

1.0 INTRODUCTION

Les organismes biologiques sont constamment soumis à différentes pressions sélectives, par le biais de facteurs proximaux (affectant l'individu lui-même) ou ultimes (affectant les produits de reproduction; Berven 1982, 1988), pouvant agir ensemble ou séparément, pour produire des animaux dont la taille est caractéristique des espèces, des populations, des sexes ou des individus. Ces facteurs peuvent eux-mêmes être subdivisés en facteurs biotiques et abiotiques. Les facteurs biotiques sont ceux provenant des interactions entre organismes vivants. Parmi les facteurs biotiques pouvant affecter la taille des animaux, on retrouve la compétition pour les ressources alimentaires ou spatiales (Blair 1964, Iriarte *et al.* 1990, Smith 1990) et la prédation (McPhail 1977, Malhotra et Thorpe 1991). Les facteurs abiotiques, quant à eux, incluent toutes les caractéristiques du milieu dans lequel vivent les organismes. Parmi ces facteurs, les conditions climatiques jouent un rôle prépondérant sur la taille des animaux. Ainsi, les conditions climatiques favorisent les animaux de grande taille (règle de Bergmann) et aux membres courts (règle d'Allen; Dajoz 1982) dans les milieux froids et peuvent affecter à la fois les individus adultes et les embryons (Berven 1988).

Chez les poïkilothermes, les conditions climatiques jouent un rôle encore plus important que chez les animaux à température interne constante. En effet, ces conditions influencent non seulement la distribution (limites de tolérance) et l'abondance des espèces dont la température interne est directement reliée à celle du milieu environnant, mais aussi le rythme et la durée des saisons de croissance chez ces espèces (Dajoz 1982; Duellman

et Trueb 1986). Cependant, le climat n'est pas nécessairement un facteur absolu, même chez les espèces ne pouvant contrôler leur température interne. Des adaptations génétiques peuvent parfois compenser en partie des conditions climatiques défavorables. Ainsi, chez certaines espèces d'Amphibiens et de Poissons, des populations de milieux froids démontrent une croissance plus rapide que des populations de même espèce vivant dans des milieux où la saison de croissance est plus longue (Berven 1982; Conover et Present 1990; Augert et Joly 1993), alors qu'en général, les individus de populations vivant en haute latitude ou en haute altitude grandissent plus lentement que leurs congénères de régions plus au sud ou dans des basses terres (ex : Hemelaar 1988). Les gradients de tailles observés chez différentes populations d'une même espèce poïkilotherme résultent donc de l'interaction de plusieurs facteurs proximaux et ultimes.

Chez les Ranidés, les gradients géographiques de taille corporelle varient selon l'espèce considérée. En Europe, Rana temporaria a des tailles corporelles relativement grandes dans les contrées nordiques par rapport au sud (Ryser 1988), mais en Suisse les populations de hautes altitudes restent similaires en taille à celles des basses terres (Ryser, non publié). En Amérique du Nord, la longueur museau-cloaque (LMC) de la Grenouille des Bois (Rana sylvatica) augmente avec l'altitude (Berven 1982), mais diminue en haute latitude (Martof et Humphries 1959). Chez le Ououaron (Rana catesbeiana), la LMC varie selon un gradient latitudinal, diminuant du sud au nord (Bruneau et Magnin 1980). La Grenouille Léopard (Rana pipiens), elle, aurait une LMC plutôt uniforme sur toute son aire de distribution (Schueler 1982). Chez la Grenouille du Nord (Rana septentrionalis), la LMC moyenne

est plus grande chez les individus du nord québécois que chez les populations de plus basses latitudes.

Pour cette dernière espèce (R. septentrionalis), Schueler (1975) a proposé une hypothèse basée sur la prédation pour expliquer le gradient de taille observé. Schueler (op. cit.) a constaté que la limite de distribution du Ouaouaron correspondait à une zone de bris dans la LMC moyenne des Grenouilles du nord, celle-ci augmentant rapidement au nord de cette zone (figures 1 à 3). Selon Schueler, R. septentrionalis adopterait une tactique de survie de type K en l'absence du Ouaouaron (situation d'allopatrie), les individus atteignant une taille plus importante à la maturité sexuelle. Par contre, dans le sud, lorsque les deux espèces partagent le même milieu (situation de sympatrie), la prédation par R. catesbeiana pousserait R. septentrionalis à adopter une tactique de type r, accélérant la maturité des spécimens au détriment de la croissance corporelle. Cette maturation hâtive de la Grenouille du Nord augmenterait ainsi les chances des spécimens de participer au moins une fois à l'activité de reproduction en conditions de sympatrie avec le Ouaouaron.

Cependant, l'hypothèse de Schueler fut élaborée sur la base de l'examen de spécimens muséologiques, pour lesquels ni l'âge à maturité sexuelle ni la longévité moyenne n'étaient connus. La présente étude vise principalement à vérifier les paramètres démographiques sous-jacents à l'hypothèse de Schueler en éliminant ces lacunes. Nous avons ainsi évalué l'âge, la croissance et la longévité responsables des différentes tailles atteintes par les Grenouilles du Nord vivant en sympatrie ou en allopatrie avec le Ouaouaron dans une même région (réserve Mastigouche) et

comparé ces résultats à ceux obtenus chez une population vivant à une latitude plus nordique (réserve Ashuapmushuan; figure 4). Nous avons considéré les paramètres biologiques pouvant expliquer les tailles corporelles observées, soit le taux de croissance aux différents âges, la longévité moyenne, et la taille à métamorphose, cette dernière étant à son tour influencée par la température du milieu et la nourriture disponible. Nous avons tenté de déterminer si le dimorphisme sexuel de taille (les femelles étant en moyenne plus grandes que les mâles) observé chez R. septentrionalis (Schueler 1975) se maintenait entre lacs de la réserve Mastigouche et entre régions (réserves). Nous avons également étudié le mécanisme d'établissement de ce dimorphisme, à l'aide des taux de croissance et des âges à maturité sexuelle.

Ce travail nous a également permis d'aborder le principe de la longévité physiologique (nombre total de jours de vie active), communément étudiée chez les insectes (Dajoz 1982), mais plus rarement considéré chez les vertébrés. Selon ce principe, la longévité physiologique moyenne d'une espèce serait constante malgré que ses populations puissent provenir de milieux aux conditions climatiques très différentes. Ischenko (1989) a mis en évidence ce phénomène chez des Rana arvalis de Russie en comparant deux populations ne bénéficiant pas des mêmes durées de saisons de croissance. Chez des populations de crapauds Bufo bufo en Europe, les mâles démontrent une telle longévité physiologique similaire d'une population à l'autre, mais pas les femelles (Hemelaar 1988). Le phénomène inverse a été observé chez R. sylvatica en Amérique du Nord: les femelles de trois populations différentes ont des longévités physiologiques similaires, mais celles des mâles diminuent en rapport avec l'atteinte précoce de la maturité

(Bastien et Leclair 1992). Comme la détermination de l'âge des individus était le but principal de notre projet, nous avons eu l'occasion de comparer la longévité physiologique de nos populations entre elles et avec les autres espèces étudiées, afin de vérifier l'application de ce principe chez R. septentrionalis.

Pour étudier la démographie de la Grenouille du Nord, nous avons utilisé la méthode squelettochronologique de détermination d'âge, qui a grandement aidé au développement d'études démographiques chez différentes espèces de Reptiles et d'Amphibiens (Castanet 1975; Castanet et al. 1977; Caetano et al. 1985; Leclair et Castanet 1987; Hemelaar 1988; Castanet et Smirina 1990; Francillon-Vieillot et al. 1990; Augert et Joly 1993). Cette méthode fournit une estimation relativement précise de l'âge des spécimens (Hemelaar 1985) et permet d'estimer par rétrocalcul la taille des individus lors d'années de vie antérieures (Bruneau et Magnin 1980; Regnier 1983; Smirina 1983; Ryser 1988; Gilbert 1989; Flageole et Leclair 1992). Les études squelettochronologiques ont d'abord utilisé les os plats du crâne (Senning 1940; Schroeder et Baskett 1968; Bruneau et Magnin 1980), puis les os longs des membres, soit l'humérus et le fémur (Francillon 1979; Castanet 1982; Hemelaar 1981; Gibbons et Mc Carthy 1983, 1984). Tel que déterminé par d'autres études, les informations déduites par la méthode squelettochronologique peuvent même être obtenues à partir de phalanges recueillies lors du marquage des individus par amputation des doigts (Martof 1953). Ceci a pour avantage d'éviter le retrait des animaux de la population (Hemelaar et van Gelder 1980, Gibbons et McCarthy 1984, Flageole et Leclair 1992), condition essentielle aux études démographiques à long terme (Hemelaar 1983).

Au cours de cette étude, nous avons également étudié la variation de certains caractères morphométriques des grenouilles liés à la prise de nourriture. On sait que la morphologie de la gueule, ses possibilités d'ouverture et la structure de l'appareil branchial sont généralement adaptés au mode de nutrition chez les Poissons (Alexander 1974; Gatz 1979; Moyle et Cech 1982), les larves d'Anoures (Wasserug 1980) et les Amphibiens adultes (Duellman et Trueb 1986). De plus, pour un mode d'alimentation donné, la taille des animaux est généralement reliée à la taille des proies consommées (Krzysik 1979; Duellman et Trueb 1986). La pression sélective qui favorise ces adaptations entraîne un partage des ressources et réduit l'intensité de la compétition interspécifique dans les communautés animales (Dajoz 1982; Toft 1980).

Ces adaptations provoquent parfois des phénomènes de divergence de caractère, en général démontrés chez des espèces compétitrices dont certaines populations sont sympatriques et d'autres allopatriques (Grant 1975; Schulter et al 1985). Des divergences de caractères ont été observées dans plusieurs taxons et portent tantôt sur la taille globale des animaux (e.g. Mustélidés d'Amérique du Nord, McNab 1971; lézards Anolis, Schoener 1970), tantôt sur des structures particulières, tel l'appareil trophique (e.g. bec des Pinsons de Darwin, Schulter et al 1985; branchiténies de poissons, Magnan 1988). L'effet ultime de ces divergences est de réduire le chevauchement des niches écologiques.

Des phénomènes de divergence de caractère pourraient également exister chez les Amphibiens, aux niveaux comportemental (Blair 1955; Ralin 1968; Fouquette 1975) et écologique (Krzysik 1979). En outre, des

divergences pourraient impliquer la morphologie de certains Amphibiens, tels R. pretiosa et R. aurora. Licht (1985) a observé que la largeur de la tête différait entre individus de ces deux espèces en Colombie-Britannique, alors que cette différence était absente chez les populations allopatriques étudiées par Dunlap (1955) en Oregon; la taille générale des individus ne semblait pas impliquée dans ce phénomène.

La Grenouille du Nord (R. septentrionalis), dont la taille augmente hors des zones où elle est en sympatrie avec le Ouagouaron (R. catesbeiana) (Schueler 1975), pourrait également être soumise à un phénomène de divergence de caractère. Le Ouagouaron affecte la Grenouille du Nord non seulement par sa prédation (Stewart et Sandison 1972; Bruneau et Magnin 1980), mais aussi par sa compétition pour certains items de grande taille (Odonates, Coléoptères, etc; Kramek 1972). En s'appuyant sur l'hypothèse de Licht (1985), on pourrait supposer que les variations de taille de la Grenouille du Nord, que Schueler (1975) attribue à la présence du Ouagouaron, reflètent un phénomène de divergence de caractère lorsque ces deux espèces sont en présence. En comparant des populations de R. septentrionalis vivant en sympatrie avec le Ouagouaron et des populations allopatriques plus nordiques, cette étude tente de vérifier si la plus grande taille des individus de populations nordiques s'accompagne de divergence dans la dimension de la gueule et si ces phénomènes se répercutent sur le type de proies consommées.

Enfin, les paramètres de reproduction ont également été comparés entre les femelles des deux populations. En effet, l'hypothèse de Schueler (1975) prévoit que les femelles de la population vivant en sympatrie avec le

Ouaouaron se reproduisent plus tôt (i.e. à une taille plus faible) que celles ne partageant pas le même milieu que cette espèce. Selon cette hypothèse, les femelles sympatriques ne devraient pas bénéficier d'autant d'espace corporel pour la production des oeufs que leurs consœurs allopatriques. Selon les modèles déterministes de sélection de types *r* et *K*, les individus de populations subissant une forte prédation indépendante de la densité sont en général caractérisés par une taille à la maturité sexuelle plus faible, une masse totale d'oeufs plus faible mais un nombre total d'oeufs plus important que chez les spécimens vivant dans un environnement plus favorable (MacArthur et Wilson 1967; Pianka 1970; Stearns 1977). Dans un milieu où la prédation est moins forte, les femelles, bénéficiant d'une taille corporelle plus élevée, produiraient une masse d'oeufs plus importante. Le nombre des oeufs serait cependant moins élevé, alors que ceux-ci seraient de taille individuelle plus importante, étant mieux pourvus de réserves énergétiques (MacArthur et Wilson 1967; Pianka 1970; Stearns 1977; Barbault 1987; Ryser, non publié). Ce phénomène a déjà été observé dans le cas de plusieurs Amphibiens, soit *R. temporaria* (Kozłowska 1971), *Hyalella azteca* (Strong 1972) et *R. sylvatica* (Berven 1982), de même que chez certains Poissons (Reznick 1982; Reznick *et al.* 1990). Au cours de la présente étude, nous tenterons de déterminer si les femelles vivant en sympatrie avec le Ouaouaron produisent effectivement des oeufs plus nombreux, mais de taille inférieure à ceux produits par les femelles de la réserve Ashuapmushuan, ces dernières n'étant pas sujettes à la prédation par le Ouaouaron.

La présente étude a donc trois objectifs principaux. Le premier vise à expliquer au moyen de paramètres démographiques les différences intra et

interpopulationnelles de taille corporelle chez la Grenouille du Nord. Plus spécifiquement, les patrons de croissance et la structure d'âge ont été étudiés chez les Grenouilles du Nord vivant en conditions de sympatrie et chez celles en conditions d'allopatrie avec le Ouaouaron, à l'intérieur de la réserve Mastigouche dans un premier temps, et dans un second temps chez celles d'une population plus nordique, dans la réserve Ashuapmushuan. Le second objectif principal de ce travail vise à comparer certains paramètres morphométriques de la tête entre les Grenouilles du Nord capturées dans les deux réserves. Le troisième objectif est de comparer les caractéristiques des masses d'oeufs (nombre et masse totale et individuelle moyenne) chez les femelles des deux réserves et de vérifier si l'hypothèse de Schueler concernant les tactiques écologiques de ces populations peut également être appliquée aux paramètres de reproduction.

2.0 MATERIEL ET METHODES

2.1 SITE D'ÉTUDE

La réserve Ashuapmushuan a été sélectionnée afin de représenter les spécimens de R. septentrionalis de la population nordique, allopatrique au Ouaouaron, puisque située au-delà de sa limite nord de distribution (figures 3 et 4). Située dans la région du Saguenay-Lac St-Jean (Chibougamau; lat: 49° 05' N, long: 73° 32' O), cette réserve couvre environ 4 487 km². Le nombre moyen de jours sans gel par année et la température moyenne annuelle y sont, respectivement, de 95 jours et 0°C (Wilson 1971). Elle comprend, entre autres, les lacs Chigoubiche et Ashuapmushuan et est bordée au nord-est par la rivière Ashuapmushuan (ou Chamouchouane). Les principaux sites d'échantillonnage dans cette réserve étaient le lac Louvelot, d'une superficie d'environ 7 ha et les étangs adjacents. Ces sites ont été sélectionnés sur la base d'un inventaire sommaire préalable y révélant la présence de R. septentrionalis (D. Courtois, commun. pers.). Quelques individus de R. clamitans (Grenouille verte) s'y trouvaient également, mais cette espèce y est à sa limite nord de distribution (Conant et Collins 1991). La végétation typique dans les milieux échantillonnés consistait principalement en nénuphars (Nuphar sp), rubannier (Sparganium sp) et potamot (Potamogeton sp).

La deuxième région à l'étude était la réserve Mastigouche (lat:46° 40' N, long: 73° 30' O), représentant les populations du sud de R. septentrionalis avec lacs allopatriques ou sympatriques avec le Ouaouaron. La réserve

Mastigouche est située en Mauricie, au nord-ouest de Trois-Rivières (figure 4) et couvre environ 1 574 km². Elle est adjacente à l'est au parc national de la Mauricie et avoisine également la réserve faunique du Saint-Maurice, située plus au nord-est. Dans cette région, le nombre moyen de jours sans gel par année y est approximativement de 120 et la température moyenne annuelle atteint 2.5°C (Wilson 1971). Les plans d'eau les plus importants de la réserve Mastigouche sont les lacs Mastigou et au Sorcier ainsi que le Grand lac des Iles.

Les conditions de sympatrie entre la Grenouille du Nord et le Ouagaron ont été observées dans les lacs Chamberlain, Montour, Mastigou et Lafond, où les deux espèces avaient déjà été détectées lors de relevés antérieurs (Courtois, non publié). Des échantillons de grenouilles, d'importance numérique inégale, proviennent de ces lacs. Un seul lac était connu comme présentant des conditions d'allopatric au moment de l'étude, soit le lac Smith. Sur ce lac de tête, aucun Ouagaron n'a été observé.

Les lacs Mastigou et Montour, situés dans la partie sud-ouest de la réserve Mastigouche, étaient à une distance de 3 km l'un de l'autre et appartenaient au même réseau hydrographique. Les lacs Montour et Smith n'étaient distants que d'environ 2 km mais n'appartenaient pas au même réseau hydrographique, le lac Smith étant un lac de tête, situé à une altitude plus élevée que les autres lacs échantillonnés. Le lac Lafond se trouvait à environ 25 km au nord des lacs Smith et Chamberlain (annexe 1). Les lacs échantillonnés couvraient entre 4 et 30 ha, à l'exception du lac Mastigou, atteignant 158 ha. Les substrats formant les berges de ces lacs variaient de la vase au gravier, en passant par le sable. La végétation y était similaire à

celle de la réserve Ashuapmushuan, avec toutefois une proportion de rubannier moins élevée et davantage de formations arbustives en bordure des lacs. Les lacs Smith et Mastigou présentaient les plus fortes densités de végétation aquatique flottante favorable aux Amphibiens, soit les nénuphars (Nuphar sp. et Numphaea odorata), potamots (Potamogeton sp.), carex et plusieurs autres espèces (Sagittaria sp., Sparganium angustifolium; Courtois, non publié). En plus d'une ou des deux espèces de grenouilles précitées, on retrouvait parfois la Grenouille verte (R. clamitans) sur certains de ces lacs, en particulier dans les lacs Smith et Chamberlain. Les densités et les tailles des Ououarons étaient particulièrement élevées dans le lac Mastigou, surtout dans les multiples baies le long de sa périphérie.

2.2 RÉCOLTE DES SPÉCIMENS

Les travaux de terrain dans la réserve Ashuapmushuan ont été concentrés sur trois jours en 1990 (du 30 mai au 1^{er} juin) et durant la journée du 8 juin en 1991. Ces sorties ont permis la capture de 88 spécimens en tout, soit 77 pendant la première année et 11 spécimens additionnels lors de la deuxième année (tableau 1). Dans la réserve Mastigouche, trois séances d'échantillonnage ont eu lieu, soit du 9 au 13 juillet 1990 (lacs d'Argent, Chamberlain, du Camp, Mastigou, Montour et Smith), du 29 mai au 2 juin 1991 (lacs Mastigou et Smith) et du 1^{er} au 22 juillet 1991 (lacs Lafond, Mastigou, Montour et Smith; tableau 1). Dans tous les cas, l'échantillonnage a été complété un peu avant la saison de reproduction de R. septentrionalis, cette période étant plus hâtive aux latitudes élevées chez cette espèce contrairement à la tendance généralement observée chez les autres anoues.

(Bleakney, 1958). Lors de ces trois périodes, 52, 36 et 34 spécimens de R. septentrionalis, respectivement, ont été capturés et étudiés.

Lors des sessions d'échantillonnage, les participants longeaient la berge des lacs, à pied ou à bord d'un canot. Lorsque une grenouille du Nord était repérée, elle était approchée à environ 1 pi (0,3 m) et capturée à la main ou à l'aide d'un filet troubleau. Après sa capture, le spécimen était placé individuellement dans un sac (Whirl-pak) numéroté et mis sur la glace, afin de l'engourdir. Au retour de la session de terrain, les spécimens étaient sacrifiés par injection céphalique d'éthanol (70 %) via le foramen magnum. Quelques millilitres d'éthanol étaient également injectés dans l'abdomen afin d'assurer la préservation des organes internes. Cette procédure a été utilisée de manière à minimiser le stress et la douleur imposés aux animaux.

Immédiatement après l'injection d'éthanol, la longueur du corps du bout du museau jusqu'au cloaque (LMC) était mesurée au demi-millimètre près à l'aide d'un pied à coulisse. Le sexe et le stade de maturité (juvénile ou adulte) étaient ensuite évalués de façon préliminaire à l'aide des critères morphologiques décrits par Schueler (1975). Une analyse anatomique des gonades fut effectuée ultérieurement afin de confirmer cette évaluation du sexe et du stade de maturité. Sur la base de cet examen, des caractères sexuels secondaires (callosités nuptiales aux pouces pour les mâles et rapport diamètre du tympan/LMC) et des distributions de fréquences de tailles, les spécimens ont été classés comme juvéniles (mâles ou femelles) ou adultes (mâles ou femelles). L'ensemble des critères sus-mentionnés nous a amenés à considérer une taille minimale à la maturité sexuelle de 55 mm pour

les grenouilles de la Réserve Ashuapmushuan, et de 45 mm pour celles de la Réserve Mastigouche.

2.3 SQUELETTOTCHRONOLOGIE

La troisième phalange du quatrième doigt de la patte arrière gauche de chaque individu fut amputée, étiquetée et conservée dans de l'alcool à 70% en vue de l'analyse squelettotchronologique, effectuée selon la procédure décrite par Castanet *et al* (1977). Les phalanges préservées étaient nettoyées et décalcifiées par immersion dans une solution d'acide nitrique à 3% durant une période variant de 30 à 60 minutes, selon le degré de flexibilité atteint par la phalange (Gibbons et McCarthy 1983). Les phalanges étaient ensuite rincées et mises à tremper dans un bac avec écoulement continu d'eau du robinet pendant 12 heures. Après quoi, elles étaient enrobées dans une solution de montage (Tissue-Tek) et coupées transversalement en tranches de 16 microns à l'aide d'un microtome à congélation. L'excès d'eau provenant de la solution de montage était ensuite retiré à l'aide d'une micro-pipette. Après quoi, une dizaine de gouttes d'héματοxyline d'Ehrlich étaient déposées sur l'ensemble des coupes et laissées en action pendant 20 minutes. Un rinçage à l'eau du robinet était ensuite effectué, afin de stopper la coloration et d'éliminer le surplus de colorant. Les coupes effectuées au niveau de la diaphyse étaient alors sélectionnées. A ce niveau de l'os, les sections sont en effet les plus utiles pour la détermination de l'âge car l'épaisseur de la corticale osseuse y est maximale (Hemelaar et van Gelder 1980; Gibbons et McCarthy 1983). De plus, elles permettent une mesure plus constante du périmètre de la phalange que toute autre mesure prise sur une coupe sélectionnée au hasard dans d'autres portions de l'os.

La comparaison des mensurations osseuses entre sexes et entre spécimens de différents lacs oblige en effet à choisir des niveaux identiques le long de l'axe phalangien. Ces coupes étaient donc triées, et celles présentant le plus faible diamètre (situées dans la portion la plus médiane de l'os) étaient montées entre lame et lamelle, dans une solution de glycérine.

Les lames étaient ensuite mises à sécher pendant une semaine sous pression légère entre plusieurs couches de papier absorbant, afin d'éliminer le surplus de glycérine. La meilleure coupe de la lame, i.e. celle ayant le plus faible diamètre et ayant conservé sa forme originale, a été sélectionnée et photographiée au microscope photonique. Les photographies obtenues étaient ensuite utilisées afin de mesurer le périmètre des phalanges ainsi que celui des différentes lignes d'arrêt de croissance (L.A.C. ou LAC) révélées par la coloration. La dimension des cavités médullaires était également mesurée, afin de procéder à des comparaisons avec la dimension moyenne des LAC les plus internes chez l'ensemble des spécimens. Ces mesures ont permis d'évaluer les probabilités que la LAC la plus profonde dans la corticale osseuse soit détruite par le phénomène de résorption endostéale qui accompagne la croissance juvénile. La résorption osseuse paraît en effet importante chez R. septentrionalis (Leclair, 1990) et risque de détruire les LAC les plus internes de la phalange, affectant alors la précision de la lecture d'âge. Une autre difficulté potentielle de lecture d'âge s'ajoute s'il y a entassement de LAC en périphérie de l'os. Pour pallier ces incertitudes, les fémurs des dix plus grands spécimens des deux régions furent prélevés, afin de corroborer la lecture d'âge prise sur la phalange du même animal. Une lecture identique sur le fémur et la phalange procure une assurance

supplémentaire de la fiabilité de la méthode utilisée pour évaluer correctement l'âge d'un individu.

A l'instar de Regnier (1983) et de Gilbert (1989), nous avons utilisé la méthode de rétrocalcul pour reconstituer la croissance en longueur des spécimens. Les étapes de cette procédure se résument ainsi: premièrement, nous avons estimé par régression linéaire la relation entre la longueur du corps de l'individu mesurée au moment de la capture (y) et le périmètre de la phalange (x). Cette équation fut calculée séparément pour les deux sexes dans les deux réserves et pour chacun des échantillons des différents lacs de la réserve Mastigouche. Une analyse de covariance fut effectuée à cette étape afin de détecter les relations semblables parmi les différents groupes de même sexe et effectuer les regroupements appropriés.

La taille des spécimens à chacun des âges de leur vie fut estimée à l'aide de la formule de rétrocalcul de Tesch (1971):

$$LMC_n = \frac{P_n (LMC_c - a)}{P_c} + a, \text{ où}$$

LMC_n = Longueur Museau-Cloaque à l'âge n

P_n = périmètre de la phalange à l'âge n

LMC_c = Longueur Museau-Cloaque mesurée à la capture

P_c = périmètre de la phalange mesuré à la capture

a = ordonnée à l'origine de la droite de régression liant LMC_c à P_c dans l'échantillon considéré

Francis (1990) et Neveu (1992) recommandent plutôt l'utilisation d'une formule intégrant la pente en plus de l'ordonnée à l'origine de la relation morphométrique entre LMC et phalange. Cependant, une analyse comparative des résultats obtenus par les deux méthodes sur une portion de l'effectif n'a pas révélé de différence significative ($p \geq 0,05$ pour les LMC aux âges 1 et 2). Nous avons donc conservé la formule de Tesch (1971), plus simple, pour le rétrocalcul des LMC aux différents âges de la vie des individus.

La taille moyenne des individus de chaque échantillon à chacun des âges a ensuite été comparée à l'aide d'un test de t (Student), là où les effectifs étaient suffisants. Nous avons également comparé cette taille moyenne entre les individus de même sexe en condition d'allopatrie et de sympatrie avec le Ouaouaron, afin de vérifier si la présence de ce dernier coïncidait avec une taille plus faible (à pareil âge) chez R. septentrionalis que lorsque les deux espèces ne partageaient pas le même habitat.

2.4 MORPHOMÉTRIE DU MUSEAU

Seuls les spécimens capturés dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990 ont servi à l'analyse de la morphométrie du museau. Les données morphométriques ont été prises à l'aide d'un pied à coulisse calibré au centième de millimètre et lues sous des lentilles binoculaires pour plus de précision. Les valeurs mesurées étaient la hauteur (h; distance verticale entre la narine et le bas de la lèvre supérieure) et la longueur d'une portion de la mâchoire (lo.; distance horizontale entre la marge antérieure de l'orbite et la narine) selon Ruibal (1957), la largeur de la mâchoire (la.; au

niveau du tympan) selon Dunlap (1955) et la longueur museau-cloaque (LMC). Afin d'évaluer la forme du museau indépendamment de l'effet de la taille, le rapport hauteur/longueur (h/lo) a été déduit de ces mesures (Ruibal 1957). Ces relevés morphométriques ont été faits après une période similaire de fixation (environ 9 mois) pour tous les spécimens, de façon à minimiser les biais dûs au rétrécissement des animaux dans la solution de préservation.

Afin de tester l'hypothèse de similitude des données morphométriques entre les populations de la réserve Mastigouche et celle de la réserve Ashuapmushuan, nous avons établi la droite d'estimation pour chaque mesure de la morphométrie de la tête en fonction de la LMC. L'étroitesse de la relation entre chaque caractère étudié et la LMC de l'animal a été évaluée à l'aide de la corrélation de Pearson. Puis, une analyse de covariance a été effectuée sur ces droites d'estimation, en comparant les différents groupes. Cette analyse permet de dissocier l'effet de la provenance et du sexe des animaux de celui de la variation individuelle du caractère selon la LMC.

2.5 RÉGIME ALIMENTAIRE

Lors de la vérification anatomique du sexe et du stade de maturité des spécimens, l'estomac a été prélevé en entier. Le contenu de ces estomacs a été identifié jusqu'à l'ordre dans le cas des insectes et jusqu'à la classe pour les autres types de proies. Les items d'un même groupe taxonomique ont été comptés et mis en commun pour toutes les Grenouilles de même sexe et de même stade de maturité de chaque réserve. Les items ainsi recueillis ont été mis à sécher sur papier filtre pendant 24 heures sous une hotte, pour être

ensuite pesés sur une balance électronique calibrée au millième de gramme près.

Le poids ainsi mesuré permet d'évaluer la fréquence pondérale (% du poids total de tous les items pour un groupe d'individus donné) de chaque type de proie. La fréquence d'occurrence (% d'individus dont l'estomac contient un type de proie donné), a été déduite de l'analyse du contenu stomacal. De plus, nous avons établi l'abondance absolue (nombre total) des proies de chaque type. Ces mesures ont été effectuées pour chacun des sexes et stades de grenouilles (juvéniles, mâles et femelles) dans les deux Réserves. Nous avons ensuite mis en commun les données d'abondance pour calculer le nombre moyen d'items dans l'estomac des grenouilles de chaque réserve.

2.6 FÉCONDITÉ

Lors de l'examen anatomique des spécimens capturés pendant l'été 1990, les masses d'oeufs ont été prélevées chez les femelles gravides des lacs Louvelot (réserve Ashuapmushuan), Montour et Smith (réserve Mastigouche). Ces masses d'oeufs étaient ensuite immergées individuellement dans une fiole identifiée contenant une solution fixative de Gilson (Bagenal et Braum 1968) pendant trente jours. Cette solution dissout le tissu conjonctif et durcit les oeufs, facilitant ainsi leur séparation et leur décompte. Les fioles étaient vigoureusement agitées au moins une fois par semaine, afin d'aider à la dissociation des oeufs. Après les trente jours d'immersion, les oeufs étaient rincés et mis à sécher à l'air libre sur du papier filtre pendant 24 h. Une fois les oeufs secs, on procédait à l'évaluation du

nombre d'oeufs par masse. Pour chaque masse d'oeufs, trois échantillons de cinquante oeufs chacun étaient pesés sur une balance électronique. La valeur moyenne obtenue pour ces trois mesures servait ensuite d'étalon afin de déduire par règle de trois le nombre total d'oeufs, à l'aide du poids total des oeufs non comptés. L'effectif des trois échantillons ($n = 150$) était ensuite ajouté à ce nombre, afin d'obtenir le nombre total d'oeufs présents dans la masse. Afin de valider la méthode, un décompte total des oeufs a été effectué pour 10 % des spécimens de chaque lac. Les résultats obtenus étaient ensuite comparés à ceux obtenus à partir de la méthode des trois échantillons. Dans l'expression des résultats, le "poids" sera utilisé de préférence au terme "masse" afin d'éviter toute confusion avec l'expression "masse d'oeufs", désignant l'ensemble des oeufs contenus dans la cavité corporelle d'une femelle donnée.

Cette méthode permettait de mettre en relation avec la taille de la femelle non seulement la fécondité (nombre total d'oeufs), mais aussi la masse individuelle des oeufs (à partir de leur masse totale et du nombre total). Il était ainsi possible de déterminer si les femelles d'une population donnée produisaient un plus grand nombre d'oeufs (tactique de type r) ou au contraire maximisaient la taille des oeufs au détriment de leur nombre (tactique de type K).

3.0 RÉSULTATS

3.1 CARACTÉRISTIQUES DE L'EFFECTIF

Les figures 5 et 6 présentent les distributions de fréquences des longueurs museau-cloaque (LMC) au moment de la capture des spécimens dans la réserve Ashuapmushuan et l'ensemble de la réserve Mastigouche. Les pics de fréquence sont observés à des valeurs de tailles moins élevées chez les individus provenant de la réserve Mastigouche que chez ceux de la réserve Ashuapmushuan. La taille moyenne des individus (adultes et juvéniles confondus) était également plus élevée chez ces derniers que chez les grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche (tableau 2). Ainsi, la taille moyenne de toutes les femelles prélevées dans la réserve Ashuapmushuan était de 62,9 mm (é.-t. = 9,7 mm), comparativement à 56,8 mm (é.-t. = 8,9 mm) chez les femelles de la réserve Mastigouche. Les valeurs correspondantes pour les spécimens mâles étaient, respectivement, de 56,4 mm (é.-t. = 7,9 mm) et 50,4 mm (é.-t. = 7,4 mm). Les femelles et les mâles de la Réserve Ashuapmushuan étaient donc en moyenne 6 mm plus grands que ceux de la Réserve Mastigouche. Ces valeurs moyennes étaient significativement différentes ($p < 0,05$ dans tous les cas) d'une part entre les deux sexes d'une même réserve, et d'autre part entre réserves pour un même sexe.

Lorsque seuls les individus adultes étaient considérés, la taille moyenne des femelles et des mâles de la réserve Ashuapmushuan était, respectivement, de 67,9 mm (é.-t. = 4,2 mm) et 61,6 mm (é.-t. = 3,2 mm).

Dans la réserve Mastigouche, les valeurs correspondantes étaient de 58,6 mm (é.-t. = 6,6 mm) pour les femelles et de 52,6 mm (é.-t. = 4,3 mm) pour les mâles, soit un écart de près de 10 mm entre les deux réserves pour chacun des sexes. Le dimorphisme sexuel de taille (LMC femelles/LMC mâles) chez les individus adultes était donc en moyenne de 1,10 dans la réserve Ashuapmushuan et de 1,11 dans la réserve Mastigouche. Chez les juvéniles, la différence de taille observée entre les populations des deux réserves est exagérée en raison d'un stade de développement moins avancé (plusieurs jeunes incomplètement métamorphosés) dans la Réserve Mastigouche.

Dans l'ensemble des lacs de la réserve Mastigouche, la taille des femelles variait entre 29,0 et 76,0 mm (tableau 2). Les plus petites femelles ont été capturées dans le lac Chamberlain et les plus grandes dans le lac Lafond (figures 7 à 11). La taille corporelle des mâles variait entre 31,0 et 61,5 mm, les plus petits spécimens ayant été capturés dans le lac Chamberlain et les plus grands dans le lac Smith. Les effectifs étaient cependant trop faibles pour calculer des valeurs de dimorphisme sexuel chez les individus adultes de chaque lac. Même les valeurs moyennes de taille corporelle mentionnées au tableau 2 et incluant les juvéniles sont dérivées d'effectifs relativement faibles et sont citées à titre indicatif seulement, dans le but de décrire l'échantillon recueilli.

Les effectifs de Grenouilles du Nord capturées dans les deux réserves montraient des rapports des sexes différents. Chez les juvéniles, les effectifs sont faibles (tableau 1), mais le rapport des sexes favorisait les mâles dans la réserve Ashuapmushuan (1,60 mâles : 1 femelle) et était équilibré dans la

réserve Mastigouche (1 mâle : 1 femelle). Par contre, chez les individus adultes, le rapport des sexes était équilibré dans la réserve Ashuapmushuan (1 mâle : 1 femelle; $n = 62$), mais favorisait nettement les femelles dans la réserve Mastigouche (0,55 mâle : 1 femelle; $n = 110$) (tableau 1).

3.2 SQUELETTOCHRONOLOGIE

3.2.1 Histomorphologie

L'ensemble de la structure osseuse de la phalange se compose de deux types d'os. Premièrement, l'os périostique, à croissance centrifuge, qui se dépose autour de la cavité médullaire tout au long de la croissance de l'animal. C'est ce type d'os qui renferme les LAC et indique le patron de croissance et l'âge de l'individu (Castanet 1975, 1978; Francillon 1979; Castanet et al. 1992). L'os endostéal, par contre, se dépose de la périphérie de la cavité médullaire vers le centre géométrique de celle-ci (dépôt centripète; Francillon 1979, 1980). Ce type d'os se dépose de façon irrégulière, conjointement à la résorption partielle de l'os périostique, du moins chez la plupart des espèces d'Amphibiens étudiés (Francillon 1979; Guyétant et al. 1984).

Sur la majorité des coupes histologiques de phalanges de R. septentrionalis, on pouvait observer une mince couche d'os endostéal à l'intérieur de la cavité médullaire (photos 1 et 2). D'une structure simple, lamellaire et très peu vascularisée, cet os était bordé sur son pourtour externe par une ligne de démarcation (ligne de Kastschenko; Francillon 1980), qui le soude normalement à l'os périostique. Cet anneau endostéal était parfois

partiellement arraché, probablement à la suite des manipulations et du montage. Sur d'autres coupes, il était totalement absent, laissant la cavité médullaire vide. Il y avait donc peu de risques de confondre la périphérie externe de l'os endostéal avec une ligne d'arrêt de croissance ou encore avec une ligne de métamorphose (déposée lors de la métamorphose des individus; Hemelaar 1985). Cette dernière n'a d'ailleurs été observée sur aucun spécimen.

L'os périostique, chez la Grenouille du Nord, apparaît comme un tissu osseux compact et peu vascularisé (rarement plus de deux vaisseaux sanguins par coupe, généralement un seul). Quelques ostéones (i.e. comblement osseux partiel d'espaces laissés par des canaux vasculaires; Castanet 1981) étaient également présents (photo 3). Les ostéocytes variaient en abondance et en taille entre les individus, mais semblaient uniformément distribuées sur la surface transversale de l'os. Le nombre moyen d'ostéocytes, tel que dénombrés dans un carré d'un millimètre de côté et situé dans le deuxième anneau de croissance présumé, variait entre 7,25 et 10,5/mm², selon le groupe d'individus concernés (tableau 3). Il existait une grande variation, même entre individus provenant d'un même lac; ainsi, aucune différence significative du nombre moyen d'ostéocytes n'a été détectée, ni entre sexes, ni entre lacs. Les ostéocytes semblaient toutefois moins nombreux en moyenne dans les phalanges d'individus provenant du lac Lafond, que dans celles des individus des lacs Smith et Montour (photos 4 et 5). Les individus de la réserve Ashuapmushuan affichaient des densités d'ostéocytes se situant dans la portion inférieure de l'étendue des valeurs observées dans l'ensemble des lacs. Les ostéocytes observés ne variaient pas non plus de façon notable quant à leur forme, ce qui aurait pu

éventuellement fournir des indications sur le rythme de croissance des individus. La présence d'ostéocytes de forme elliptique ou arrondie dans la corticale osseuse profonde est généralement associé à une croissance rapide, alors que ces cellules et leurs logettes osseuses prennent une forme aplatie lorsque l'os se dépose en structures lamellaires dans les zones périphériques de la corticale osseuse ou à l'approche d'une LAC (Castanet 1982).

Chez les juvéniles nouvellement métamorphosés, la couche de tissu périostique ne présentait pas de LAC et se terminait en périphérie par une couche osseuse aux contours flous et mal définis. Chez les animaux plus âgés, la bordure externe était en général plus nette et présentait parfois un aspect lamellaire, sur les phalanges comptant deux LAC et plus. Les LAC étaient pour la plupart assez nettes, particulièrement celles les plus rapprochées de la cavité médullaire (photos 6 et 7). Sur certains spécimens, une mince couche osseuse bordait la dernière LAC. Selon l'âge et le moment de capture de l'animal (milieu de l'été ou printemps), cette couche osseuse était interprétée soit comme représentant la croissance estivale de l'animal, soit comme le dépôt osseux de toute une année de croissance et sa périphérie était alors considérée comme une LAC.

La disposition des LAC sur les phalanges a nécessité une certaine interprétation. Par exemple, lorsque la circonférence de la cavité médullaire était supérieure à celle de la première LAC chez d'autres spécimens, deux scénarios étaient établis sur la base de la distribution de fréquence des dimensions de la cavité médullaire par rapport à celle de la première LAC (figure 12) : si la première LAC visible était plus rapprochée de la cavité

médullaire que du périmètre externe de la phalange, cette LAC était considérée comme représentant le premier hiver de l'animal métamorphosé; dans le cas contraire, on supposait qu'une plus petite LAC avait été résorbée au cours de la croissance et la première LAC visible était considérée comme représentant le second hiver de l'animal. En cas de doute, on analysait, sur le même spécimen, une des plus petites phalanges, ces dernières présentant habituellement un degré moindre de résorption (Leclair et Castanet 1987). Compte tenu du faible degré de chevauchement entre les dimensions de la cavité médullaire et de la première LAC (figure 12), donc du faible risque de résorption complète de cette première LAC, les cas douteux sont demeurés peu nombreux.

3.2.2 Structure d'âge

3.2.2.1 Réserve Ashuapmushuan

La plupart (43,9 %) des 41 femelles capturées dans la réserve Ashuapmushuan en 1990 et 1991 étaient âgées de 2 ans. Seulement 13 femelles (31,7 %) avaient atteint l'âge de 3 ans (figure 13). L'âge moyen de l'ensemble des femelles examinées était de 2,1 ans (é.-t. = 0,8), mais seules les femelles âgées de deux ans et plus (moyenne = 2,4 ans; $n = 31$) avaient atteint la maturité sexuelle. Toutes les femelles âgées de 2 et 3 ans au moment de la capture étaient matures. Une structure d'âge similaire à celle des femelles était observée chez les mâles, avec 53,2 % des 47 individus capturés âgés de 2 ans et seulement 12,8 % ($n = 6$) âgés de 3 ans. L'âge moyen des mâles (1,8 ans; é.-t. = 0,7) était légèrement plus faible que celui des femelles. Cependant, ni la structure d'âge ($X^2 = 4,716$) ni l'âge moyen

(test de Student; $t = 1,900$) n'étaient significativement différents entre les mâles et les femelles ($p \geq 0,05$ dans les deux cas). Comme chez les femelles, aucun mâle ayant apparemment atteint la maturité sexuelle n'était âgé de moins de 2 ans (moyenne = 2,2 ans; $n = 31$). Cette valeur n'était pas significativement différente entre les mâles et les femelles (test de t , $p \geq 0,05$). Comme chez les femelles, tous les mâles âgés de 2 et 3 ans étaient matures. La taille minimale des individus ayant atteint la maturité sexuelle était de 60,0 mm chez les femelles et de 56,5 mm chez les mâles. Les individus âgés de 3 ans n'ont été observés dans la réserve Ashuapmushuan qu'en 1990, i.e. les onze spécimens capturés en 1991 étaient tous âgés de 2 ans. Aucun individu d'âge supérieur à 3 ans n'a été observé dans la réserve Ashuapmushuan pendant les deux années de l'étude (tableau 4).

3.2.2.2 Réserve Mastigouche

Dans le lac Smith, pendant les deux années de l'étude, les femelles capturées étaient toutes, sauf une, âgées entre 1 et 3 ans, alors que les mâles de l'effectif avaient tous 1 ou 2 ans au moment de leur capture, la classe modale des âges étant toutefois située à 1 an chez les deux sexes (figure 14). Les femelles pouvaient donc atteindre un âge plus avancé que les mâles, bien que l'âge moyen (1,4 ans) soit similaire chez les deux sexes (tableau 4).

Dans le lac Mastigou, les femelles avaient des âges plus variés (0 à 4) que les mâles (1 et 2 ans seulement; figure 15). La structure d'âge des mâles était ainsi concentrée vers les valeurs inférieures, alors que celle des

femelles était plus étalée et atteignait des valeurs plus élevées. Cette distribution se reflétait sur les valeurs moyennes d'âge observées, soit 1,8 ans chez les femelles et 1,4 ans chez les mâles (tableau 4).

Les échantillons provenant des trois autres lacs de la réserve Mastigouche (Chamberlain, Lafond et Montour) ont été regroupés dans un seul ensemble, en raison de la faiblesse de leurs effectifs. Chez ces individus, la distribution des âges était similaire à celle observée dans les lacs Smith et Mastigou, les femelles atteignant une valeur maximale de 4 ans, alors que les mâles les plus âgés portaient seulement deux marques annuelles d'arrêt de croissance. Dans cet ensemble, l'âge modal des femelles était toutefois situé à 2 ans, alors que la plupart des mâles ne comptaient qu'une année de vie post-métamorphique (figure 16). Cette différence se reflétait dans les valeurs moyennes d'âge, celles-ci étant de 1,6 ans chez les femelles et de 0,9 ans chez les mâles (tableau 4).

La structure d'âge et l'âge moyen ont été comparés entre les individus provenant des lacs Mastigou, Smith et de l'ensemble des trois autres lacs réunis (Chamberlain, Lafond et Montour). Pour la structure d'âge, les différences significatives étaient observées entre les femelles ($X^2 = 19,38$, $p < 0,001$) et les mâles ($X^2 = 6,30$, $p < 0,05$) du lac Smith et leurs congénères des trois autres lacs. Pour ce qui était de l'âge moyen, celui des mâles était significativement plus élevé dans les lacs Mastigou et Smith que dans l'ensemble des mâles des trois autres lacs réunis (ANOVA, $F = 5,000$, $p < 0,05$), alors que chez les femelles de ces groupes, l'âge moyen n'était pas significativement différent ($p \geq 0,05$). L'ensemble de ces analyses ne fait pas ressortir de groupes se démarquant particulièrement des autres. Ainsi,

malgré leur situation d'allopatric avec le Ouaouaron, les individus provenant du lac Smith n'étaient pas significativement plus âgés que ceux provenant des autres lacs (Mastigou, ensemble des lacs Chamberlain, Lafond et Montour) étudiés dans la réserve Mastigouche.

Pour l'ensemble des individus capturés dans la réserve Mastigouche, une différence significative apparaissait entre l'âge moyen des mâles et celui des femelles ($t = 2,817$, $p < 0,05$), mais pas entre leurs structures d'âge respectives ($X^2 = 8,746$, $p \geq 0,05$). Les femelles étaient en moyenne plus âgées que les mâles (1,6 ans vs 1,2 ans, respectivement) et étaient les seules à atteindre 3 et 4 ans. L'examen visuel des gonades indiquait que parmi les individus sexuellement matures, 50,0 % des femelles et 69,2 % des mâles étaient âgés de 1 an, contrairement à ce qu'on observait dans la réserve Ashuapmushuan, où aucun animal de 1 an n'était mature. De même, dans la réserve Mastigouche, 94,6 % des femelles et 93,1 % des mâles âgés de 1 an au moment de la capture avaient atteint la maturité sexuelle. L'âge moyen des femelles de la réserve Mastigouche ayant atteint la maturité sexuelle (1,7 ans, $n = 71$) était significativement plus élevé que l'âge moyen des mâles matures de ce site (1,3 ans, $n = 39$; $t = 2,543$, $p < 0,05$). La taille minimale des individus ayant atteint la maturité sexuelle était de 47,0 mm chez les femelles et de 45,5 mm chez les mâles.

La structure d'âge des individus de la réserve Ashuapmushuan était significativement différente de celle des individus de la réserve Mastigouche, et ce, tant pour les femelles ($X^2 = 15,288$, $p < 0,01$) que pour les mâles ($X^2 = 18,288$, $p < 0,001$). L'âge moyen des femelles et des mâles de la réserve Ashuapmushuan était significativement plus élevé que celui de leurs

congénères provenant de la réserve Mastigouche (tests de Student, $t = 2,911$ et $3,798$ respectivement, $p < 0,01$ et $< 0,001$), bien que ces derniers puissent atteindre une longévité maximale plus importante (figures 13 à 16). De même, chez les individus ayant atteint la maturité sexuelle, l'âge moyen était significativement plus élevé chez les mâles et les femelles de la réserve Ashuapmushuan que chez leurs congénères de la réserve Mastigouche (ANOVA, $t = 5,108$ et $5,552$ respectivement, $p < 0,05$ dans les deux cas)

3.2.3 Patrons de croissance

3.2.3.1 Rétrocalcul

L'analyse de covariance effectuée sur les droites d'estimation de la LMC des animaux en fonction du périmètre externe de la phalange ne révélait pas de différence significative entre les échantillons de même sexe provenant d'un même lac, mais prélevés à différents moments, ni entre ceux provenant de différents lacs dans la réserve Mastigouche ($p \geq 0,05$ dans tous les cas). Les échantillons provenant de cette réserve ont alors été réunis en seulement deux groupes, i.e. un pour chaque sexe (tableau 5). Des différences significatives étaient visibles entre femelles ($p < 0,01$) et entre mâles ($p < 0,05$) des deux réserves. Au sein d'une même région, les comparaisons intersexuelles n'ont pas donné de résultats convergents dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche. Ainsi, dans la réserve Ashuapmushuan, l'analyse de covariance révélait une différence significative entre mâles et femelles quant à la droite d'estimation de la relation ($p < 0,01$), alors que chez l'ensemble des mâles et des femelles de la réserve Mastigouche, cette relation ne différait pas significativement entre mâles et femelles ($p \geq 0,05$;

tableau 5). Les droites d'estimation de la LMC en fonction du périmètre de la phalange ont cependant été conservées séparées pour les deux sexes et les deux réserves, afin d'obtenir une estimation plus précise des LMC des animaux aux différents âges de leur vie. Les quatre droites d'estimation ainsi obtenues furent donc utilisées dans le rétrocalcul de la taille des individus au moment de la formation des LAC (tableau 6 et figure 17).

Afin de mieux connaître le patron de croissance estivale des spécimens, la différence de circonférence entre la première LAC et le dépôt osseux la recouvrant a été calculée chez les Grenouilles du Nord âgées de 1 an et capturées au cours de la première quinzaine de juillet, alors que la saison de croissance était environ à moitié passée. Aucune différence significative n'était visible quant à la différence moyenne de ces deux circonférences entre les différents groupes provenant des cinq lacs échantillonnés dans la réserve Mastigouche (ANOVA, $p \geq 0,05$). Une valeur moyenne de 0,276 mm (é.-t. = 0,093; $n = 49$) a donc pu être calculée en regroupant tous les individus âgés de 1 an et capturés en juillet. Cette valeur a ensuite été comparée à celle observée entre les LAC 1 et 2 chez les spécimens âgés de 2 ans et plus (moyenne = 0,388 mm; é.-t. = 0,127; $n = 104$). La différence de circonférence, reflétant l'épaisseur du dépôt osseux était significativement plus élevée chez ces derniers que chez les spécimens âgés de 1 an capturés en juillet (test de t, $p < 0,001$). On constate alors que la croissance réalisée entre le réveil printanier et le mois de juillet chez les spécimens d'un an atteint 72 % de la croissance totale entre les LAC 1 et 2 chez les spécimens plus âgés.

3.2.3.2 Réserve Ashuapmushuan

Les valeurs des LMC individuelles obtenues par le rétrocalcul indiquent que la taille moyenne des femelles dans la réserve Ashuapmushuan est supérieure à celle des mâles à tous les âges de la vie (tableau 7; figure 18). Cette différence ne devient toutefois significative qu'à partir de 2 ans ($p < 0,001$). L'écart de taille s'accroît avec les années, pour atteindre une valeur maximale de 7,3 mm en moyenne à l'âge de 3 ans (tableau 7). Ainsi, le dimorphisme sexuel de taille (LMC moyenne des femelles/LMC moyenne des mâles) augmente avec l'âge des individus, passant de 1,05 en faveur des femelles après la première année de croissance à 1,09 à la fin de la deuxième année, pour atteindre la valeur de 1,12 après 3 ans de croissance. Rappelons que chez les individus adultes, le dimorphisme sexuel moyen au moment de la capture était de 1,10 dans la réserve Ashuapmushuan et de 1,11 dans la réserve Mastigouche.

L'écart-type associé à la LMC moyenne diminue avec l'âge, suggérant la possibilité d'une courbe de croissance asymptotique, la valeur maximale de cette courbe pouvant être identique entre individus d'une même population. Cette diminution de l'écart-type va également de pair avec une réduction du nombre de cohortes considérées dans l'effectif. En effet, la valeur moyenne de LMC rétrocalculée à 1 an provient du cumul de 3 cohortes (celles de 1987, 1988 et 1989), alors que les valeurs moyennes de LMC à 2 ans et à 3 ans proviennent respectivement des cohortes d'individus métamorphosés en 1987 et 1988 et en 1987 seulement (figure 13). Nous avons effectué à nouveau le rétrocalcul des LMC à l'âge de 1 an en considérant distinctement ces trois cohortes (tableau 8). Il y a un écart de près de 5 mm entre les LMC

moyennes à 1 an pour deux cohortes successives de femelles, mais l'analyse de variance n'indique pas de différence significative. Les LMC rétrocalculées à 1 an chez les mâles de ces trois cohortes ne différaient pas non plus significativement (tableau 8). Il est toutefois étonnant de constater, chez les deux sexes, que l'écart-type maximal des LMC à 1 an appartient à la cohorte de 1987, celle-là même qui à 3 ans affiche des LMC moyennes à faibles écarts-types.

3.2.3.3 Réserve Mastigouche

Chez les Grenouilles du Nord de la réserve Mastigouche, la LMC des femelles à l'âge de 1 an était soit légèrement inférieure (lacs Lafond et Mastigou), soit légèrement supérieure (lacs Chamberlain, Montour et Smith) à celle des mâles (tableau 9, figures 19 et 20). Les différences observées entre ces tailles moyennes n'étaient cependant pas significatives ($p \geq 0,05$). À l'âge de 2 ans, cependant, les femelles atteignaient des LMC moyennes supérieures à celles des mâles dans tous les lacs (tableau 9). Là où les effectifs permettaient l'analyse statistique, i.e. pour les lacs Mastigou et Smith, la différence était significative ($p < 0,05$). La croissance des femelles se poursuivait pendant la troisième année de vie post-métamorphique, mais leur LMC moyenne ne pouvait être comparée à celle des mâles, puisqu'aucun de ceux-ci n'atteignait l'âge de 3 ans dans l'effectif disponible.

Globalement, dans la réserve Mastigouche, les femelles étaient plus grandes que les mâles à tous les âges de la vie post-métamorphique. Ainsi, le dimorphisme sexuel de taille était de 1,01 à 1 an et augmentait à 1,09 pendant la deuxième année. Ces chiffres sont inférieurs à la valeur moyenne

de dimorphisme (1,11) calculée sur l'ensemble des individus adultes dans la réserve Mastigouche. La différence est attribuable au fait qu'aucun mâle n'avait atteint les âges de 3 et 4 ans. Le dimorphisme sexuel n'a donc pu être évalué qu'aux âges de 1 et 2 ans, alors que les femelles de 3 et 4 ans continuaient de grandir, entraînant à la hausse la valeur moyenne de leur LMC.

Une analyse de variance comparant la valeur moyenne de LMC rétrocalculée à 1 an de chaque cohorte a également été effectuée pour les individus provenant des différents lacs de la réserve Mastigouche (tableau 8). Dans les lacs Smith et Mastigou, et dans l'ensemble des lacs Chamberlain, Lafond et Montour, les individus capturés provenaient de trois cohortes, soit celles composées des individus métamorphosés entre les années 1987 à 1990 inclusivement. Des cohortes à trop faible effectif ont dû être exclues de l'analyse. Parmi tous les groupes comparés, seules les cohortes de mâles de l'ensemble des lacs Chamberlain, Lafond et Montour démontraient une différence significative, les mâles de la cohorte de 1990 étant significativement plus grands à 1 an que ceux de la cohorte de 1989 (43,5 mm vs 39,2 mm; $t = 2,676$, $p < 0,05$). Dans le lac Mastigou, les femelles sont près de 10 mm plus grandes à l'âge de 1 an dans la cohorte de 1988 que dans celle de 1989, mais la différence n'est pas statistiquement significative. Dans les autres cas, les différences intercohortes de LMC à 1 an sont plus faibles et non significatives (tableau 8), mais néanmoins suffisantes pour créer, par cumul, les différences d'écarts-types notées au tableau 7 pour les LMC moyennes aux différents âges. Le taux de croissance pendant la première année de vie post-métamorphique ne semble donc pas toujours homogène

d'une année à l'autre dans tous les lacs de la réserve Mastigouche. Nos effectifs sont toutefois faibles pour bien apprécier ce phénomène.

3.2.3.4 Comparaison entre lacs et entre réserves

Dans la réserve Mastigouche, les mâles et les femelles du lac Smith atteignaient à l'âge de 1 an des tailles supérieures (45,3 et 46,0 mm respectivement) à celles de leurs congénères des autres lacs (41,2 et 41,3 mm respectivement) à pareil âge, bien que les différences ne soient pas significatives ($p \geq 0,05$). L'avantage de taille à 1 an des spécimens du lac Smith demeure même lorsque les longueurs moyennes sont décomposées par cohortes: toutes les LMC rétrocalculées à 1 an sont supérieures à 44 mm alors que parmi les autres échantillons, seules les femelles de la cohorte de 1988 du lac Mastigou dépassent cette valeur (tableau 8). Ce sont les cohortes de 1987 et 1988 et les femelles de 1990 qui contribuent le plus à donner aux spécimens du lac Smith une LMC moyenne rétrocalculée à 1 an relativement élevée (tableau 8). Ces différences entre le lac Smith (allopatrique) et les lacs sympatriques s'atténuaient toutefois à partir de 2 ans (tableau 9). La supériorité de taille des Grenouilles du Nord du lac Smith à 1 an ne se maintenait donc pas par la suite.

A l'âge de 2 ans, la taille des femelles et des mâles de la réserve Ashuapmushuan se démarquait beaucoup plus nettement de celle de leurs congénères de la réserve Mastigouche qu'à l'âge de 1 an. Cet écart diminuait ensuite chez les femelles âgées de 3 ans. Les femelles de Mastigouche atteignaient à 4 ans une taille comparable à celle des femelles d'Ashuapmushuan âgées de 3 ans.

Il est difficile de se prononcer sur le patron de croissance des grenouilles du Nord pendant leur première période de vie post-métamorphique. En effet, la taille exacte à métamorphose n'était pas connue au moment de l'analyse des résultats et a dû être extrapolée à partir des tailles minimales observées chez les juvéniles conservant un reste de queue, présumément âgés de 6 mois (figures 18 à 21). Cette première portion de la courbe de croissance demeure donc avec une certaine imprécision.

Pendant la deuxième année de croissance, la taille des femelles s'accroissait légèrement plus rapidement que celle des mâles, dans tous les lacs échantillonnés (figure 21). Cet accroissement semblait cependant plus rapide chez les femelles provenant des lacs où la grenouille du Nord était en sympatrie avec le Ouaouaron (17,1 mm) que chez celles provenant du lac Smith (13,6 mm). Cette croissance plus rapide permettait aux premières de combler presque entièrement la différence de taille avec les femelles du lac Smith observée après leur première année de vie post-métamorphique. La croissance pendant la deuxième année de vie post-métamorphique était cependant la plus importante chez les femelles de la réserve Ashuapmushuan et accentuait leur écart de taille avec les femelles de la réserve Mastigouche. Chez les mâles, les accroissements de taille observés pendant la seconde année de vie post-métamorphique étaient les plus importants chez les individus provenant de la réserve Ashuapmushuan (14,1 mm), suivis de ceux des lacs sympatriques au Ouaouaron (11,6 mm) et du lac Smith (9,5 mm).

Pendant la troisième année de croissance, les mâles de la réserve Ashuapmushuan ne démontraient qu'un faible accroissement de taille

(2,5 mm), cet accroissement étant légèrement plus prononcé chez les femelles (4,3 mm). Les quelques individus de la réserve Mastigouche à atteindre cet âge (tous des femelles) démontraient une croissance plus rapide (6,8 mm) que celle des femelles de la réserve Ashuapmushuan.

La croissance pendant la quatrième année de vie était relativement faible (4,5 mm), bien que la faiblesse de l'effectif (3 individus) ne permette pas de conclusion ferme sur la valeur exacte de cette croissance.

3.3 MORPHOMÉTRIE DU MUSEAU

Les valeurs moyennes de chaque paramètre morphométrique mesuré sont indiquées au tableau 10. Toutes les corrélations établies entre la LMC et la largeur (la.), hauteur (h) et longueur (lo.) du museau étaient significatives (r de Pearson, $p < 0.05$; tableau 11). Par contre, il n'y avait pas de corrélation entre le rapport h/lo et la LMC, les proportions du museau étant stables d'un individu à l'autre pour chacun des groupes.

Les résultats des analyses de covariance indiquent que la mâchoire est plus large (la.) chez les mâles que chez les femelles dans les deux réserves ($p < 0.05$); cette divergence commence à se manifester à proximité des LMC de 55 et 45 mm dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche respectivement, ce qui correspond aux tailles minimales à maturité retenues (figure 22). Les mâles ont aussi la mâchoire plus haute (h) que celle des femelles, mais cette différence n'est significative que dans la Réserve Ashuapmushuan ($p < 0,05$; figure 23). Les longueurs (lo.) de mâchoires étant semblables chez les deux sexes dans cette réserve, le rapport h/lo.

prend donc une valeur moyenne plus élevée chez les mâles que chez les femelles (t de Student = 2.83, $p < 0.01$; figures 24 et 25). Le museau des mâles apparaît alors proportionnellement plus court que celui des femelles.

Les comparaisons d'individus de même sexe entre les deux réserves révèlent que les femelles de la Réserve Ashuapmushuan ont la mâchoire plus large (la.) et plus longue (lo.), à taille égale, que celle des femelles de la Réserve Mastigouche (tableau 12). Les hauteurs (h) de la mâchoire cette fois étant semblables chez les femelles des deux groupes, la valeur moyenne du rapport $h/lo.$ devient plus faible chez les femelles de la Réserve Ashuapmushuan. Ces dernières ont donc un museau proportionnellement plus long par comparaison aux femelles de la Réserve Mastigouche. Les mâles des deux Réserves sont semblables quant aux mensurations relatives de leurs mâchoires.

3.4 RÉGIME ALIMENTAIRE

Pour éviter les biais dûs aux différences de stades entre les juvéniles des deux réserves, ce groupe a été exclu des calculs. Les trois mesures dérivées des analyses de contenus stomacaux ne concernent donc que les adultes des deux milieux (tableau 13).

Dans la Réserve Ashuapmushuan, les Diptères constituaient les proies les plus fréquentes (présents dans 89% des estomacs) et les plus abondantes, mais leur taille minuscule fait en sorte qu'ils contribuent faiblement (2.6%) à la masse totale des items ingérés. Ce sont plutôt les Ephemeroptères, très abondants également mais un peu moins fréquents

(60%), qui représentaient la masse la plus importante (45.7%). Ils sont suivis, dans cette catégorie, par les Hyménoptères, qui comptaient pour 14.9% de la masse totale des proies.

Ces résultats diffèrent de ceux obtenus chez les grenouilles de la Réserve Mastigouche. En effet, les Coléoptères y étaient les proies les plus abondantes et les plus fréquentes (82%) avec les Odonates (quoique moins fréquents: 49%); ces deux types de proies comptaient respectivement pour 24 et 28% de la masse totale des proies consommées par les grenouilles de la Réserve Mastigouche. Notons également comme différence de régime que les Hémiptères étaient nettement plus fréquents et les Odonates et Trichoptères beaucoup plus rares chez les grenouilles de la Réserve Ashuapmushuan que chez celles de la Réserve Mastigouche.

La masse totale et le nombre total des items étaient beaucoup plus élevés chez les grenouilles de la Réserve Ashuapmushuan que chez celles de la Réserve Mastigouche (11.7 g et 6717 items comparativement à 5.03 g et 852 items), bien que les effectifs en grenouilles aient été semblables (53 et 55 spécimens respectivement). Le nombre moyen d'items par estomac était de 127 (variation: 3-1676) pour la Réserve Ashuapmushuan et de 15 (0-111) pour la Réserve Mastigouche. La masse moyenne des items ingérés était toutefois supérieure chez les grenouilles de la Réserve Mastigouche (5.9 mg/item) que chez celles de la Réserve Ashuapmushuan (1.7 mg/item).

Ces différences s'amointrissent si l'on élimine de l'analyse les Diptères, qui comptent pour 73 % du nombre d'items consommés par les grenouilles de la Réserve Ashuapmushuan. Le nombre moyen d'items par estomac est

alors de 35 (3-164) chez les grenouilles de la Réserve Ashuapmushuan contre 12 (0-109) chez celles de la Réserve Mastigouche; les masses moyennes des items dans ce cas sont respectivement de 6.2 et de 7.1 mg/item.

Les plus grosses proies consommées, en importance, dans la Réserve Mastigouche étaient des Odonates, et dans la Réserve Ashuapmushuan, des Ephéméroptères. Bien que nous n'ayons pas de mesure précise de la dimension des items ingérés, on peut conclure que les régimes couvraient des spectres comparables de taille de proies. Les diversités taxonomiques étaient également semblables, mais pas l'importance relative des différents taxons.

3.5 FÉCONDITÉ

3.5.1 Réserve Ashuapmushuan

Des masses d'oeufs ont été prélevées chez 23 des 24 femelles adultes capturées dans la réserve Ashuapmushuan en 1990. Chez ces femelles, les masses d'oeufs contenaient en moyenne 1256 oeufs (é.-t. = 279) et pesaient en moyenne 0,885 g (é.-t. = 0,401 g; tableau 14). Le poids individuel de chacun des oeufs était en moyenne de $0,679 \times 10^{-3}$ g (é.-t. = $0,258 \times 10^{-3}$ g). Pour l'ensemble des femelles de la réserve Ashuapmushuan chez qui des masses d'oeufs ont été observées, le nombre d'oeufs, le poids total des masses d'oeufs et le poids individuel moyen des oeufs étaient positivement et significativement corrélés à la longueur museau-cloaque des individus (tableau 15). De plus, le poids total

des masses d'oeufs et le poids individuel moyen des oeufs étaient également positivement et significativement corrélés entre eux et avec le nombre d'oeufs présents dans la cavité corporelle (tableau 15).

3.5.2 Réserve Mastigouche

Dans la réserve Mastigouche, les masses d'oeufs ont été prélevées chez deux groupes de femelles, soit celles ayant été capturées en 1990 dans les lacs Smith ($n = 14$) et Montour ($n = 14$). Les masses d'oeufs prélevées chez les femelles provenant du lac Smith contenaient en moyenne 672 oeufs (é.-t. = 290) et pesaient en moyenne 0,459 g (é.-t. = 0,356 g; tableau 14). Individuellement, le poids moyen de chacun des oeufs était de $0,619 \times 10^{-3}$ g (é.-t. = $0,319 \times 10^{-3}$ g). Chez ces femelles, le nombre total et le poids total des oeufs étaient corrélés de façon positive et significative à la longueur museau-cloaque des individus. De même, le poids total des oeufs était positivement et significativement corrélé au nombre d'oeufs par masse (tableau 15). Une corrélation positive et significative était également observée entre le poids individuel moyen des oeufs et le poids total de la masse d'oeufs. Par contre, aucune corrélation n'était visible entre le poids individuel des oeufs et le nombre d'oeufs par masse ou la longueur de la femelle (tableau 15).

Chez les femelles provenant du lac Montour, les masses d'oeufs contenaient en moyenne 666 oeufs (é.-t. = 168) et pesaient en moyenne 0,383 g (é.-t. = 0,236 g; tableau 14). Le poids individuel moyen des oeufs était de $0,557 \times 10^{-3}$ g (é.-t. = $0,236 \times 10^{-3}$ g). Ni le nombre d'oeufs, ni le poids total ou individuel moyen des oeufs n'étaient significativement corrélés à

la longueur museau-cloaque des femelles (tableau 15). Une seule corrélation a été notée parmi ces trois paramètres de fécondité, soit entre le poids total et le poids individuel des oeufs ($p < 0,001$; tableau 15).

3.5.3 Comparaison entre les différents lacs

Les masses d'oeufs prélevées chez les femelles de la réserve Ashuapmushuan contenaient significativement plus d'oeufs que celles provenant des femelles des lacs Smith et Montour (ANOVA; $p < 0,001$). Une analyse de covariance a également été effectuée, afin de compenser pour l'effet de la taille corporelle, généralement plus élevée chez les femelles de la réserve Ashuapmushuan. Les résultats de cette analyse permettent de réaffirmer la conclusion précédente, à savoir que les femelles de la réserve Ashuapmushuan sont plus fécondes, même à taille égale, que celles des lacs de la réserve Mastigouche (ANCOVA; $p < 0,05$; figure 26). Le poids total des masses d'oeufs était significativement plus élevé en moyenne chez les femelles de la réserve Ashuapmushuan que chez celles provenant des lacs Smith et Montour (ANOVA; $p < 0,001$; figure 27). Cependant, lorsque les valeurs étaient compensées pour la taille corporelle, cette différence disparaissait (ANCOVA; $p \geq 0,05$). Quant au poids moyen individuel des oeufs, ceux de la réserve Ashuapmushuan avaient tendance à être plus lourds, mais la différence n'était pas significative entre les groupes (ANOVA; $p \geq 0,05$), même lorsque l'effet de la taille corporelle était éliminé (ANCOVA; $p \geq 0,05$; figure 28). Le poids supérieur des masses totales d'oeufs observé chez les femelles de la réserve Ashuapmushuan était donc entièrement attribuable au nombre d'oeufs plus élevé chez ces femelles, malgré la relation positive entre le poids individuel des oeufs et la LMC.

4.0 DISCUSSION

4.1 APPLICABILITÉ DE LA MÉTHODE SQUELETTOCHRONOLOGIQUE CHEZ R. SEPTENTRIONALIS

Dans l'ensemble, la méthode squelettochronologique de détermination d'âge a donné d'assez bons résultats chez R. septentrionalis. La plupart des coupes démontraient des lignes d'arrêt de croissance (LAC) claires et aisément identifiables. Cependant, la méthode de base utilisée par Castanet (1975) a dû être adaptée afin d'assurer des résultats homogènes. Ainsi, le temps de coloration des coupes était ajusté selon leur apparence après un premier rinçage. En effet, les coupes ne réagissaient pas toutes de la même façon au colorant, bien qu'elles aient subi le même traitement préalable.

Dans certains cas, et malgré les ajustements effectués, les lignes n'étaient pas toutes clairement identifiables, particulièrement sur la périphérie externe de l'os. Pour les coupes où le nombre de LAC n'a pu être déterminé avec suffisamment de certitude à l'aide de la phalange seule, une coupe du fémur correspondant a été effectuée. Dans la plupart de ces cas, la lecture sur le fémur permettait de confirmer ou de corriger, avec un minimum de certitude, l'âge du spécimen. Le fémur était particulièrement utile lorsque des lignes périphériques étaient difficiles à distinguer (cas des animaux de 4 ans). En revanche, les premières lignes étaient plus difficilement observables sur cet os, à cause de l'importance de la cavité médullaire. La résorption endostéale, agrandissant la cavité médullaire, a tendance à être plus élevée

chez les espèces les plus aquatiques, ce qui a présument pour effet d'augmenter leur flottabilité (Leclair 1990; Leclair *et al.* 1993). Ceci doit être particulièrement vrai chez *R. septentrionalis*, cette espèce étant hautement liée au milieu aquatique. En conséquence, la détermination d'âge chez *R. septentrionalis* à l'aide de fémurs ne devrait être effectuée que si le diamètre moyen et le nombre de premières lignes résorbées à l'intérieur de la cavité médullaire sont connues. À cet effet, la lecture d'âge sur les phalanges, ou toute autre structure présentant relativement peu de résorption endostéale devrait être effectuée conjointement à celle sur le fémur. Dans la présente étude, l'âge exact d'un certain nombre ($\approx 10 - 15 \%$) des spécimens n'aurait toutefois pu être connu avec certitude par la lecture sur les seules phalanges. Il est donc conseillé de confirmer les lectures douteuses en périphérie des phalanges par la lecture de fémurs ou d'une autre structure présentant les mêmes caractéristiques histomorphologiques. Lorsque les lectures ne correspondaient pas entre la phalange et le fémur du même spécimen, ou lorsque les lignes d'arrêt de croissance n'étaient pas visibles, les spécimens étaient éliminés de l'effectif.

En plus de ces problèmes, les observations à différentes dates sur les lames ont permis de constater que la coloration des coupes s'atténuait rapidement au cours des mois suivant leur montage. Ce résultat souligne l'importance de photographier la meilleure coupe de la lame aussitôt le montage complété, afin de conserver un document visuel du meilleur contraste des LAC. On ignore encore si cette décoloration était attribuable à l'action de la glycérine (milieu de montage) ou à la dégradation normale des pigments.

Sur la base de la correspondance étroite entre la longueur museau-cloaque (LMC) des spécimens et le nombre de lignes hématoxylinophiles comptées sur leurs phalanges, ainsi que de l'arrangement spatial de ces lignes dans le périoste, on peut supposer que l'espace entre chacune d'elles représente une croissance annuelle pour l'animal. Cette hypothèse ne pourrait être prouvée avec certitude qu'en effectuant un suivi annuel sur une population de Grenouilles du Nord vivant en milieu naturel. Cependant, la périodicité annuelle des LAC a été démontrée chez plusieurs espèces d'Anoures vivant dans des milieux tempérés froids (Smirina 1972; Hemelaar et van Gelder 1980; Gibbons et McCarthy 1983; Francillon et Castanet 1985; Esteban 1990; Paton et al. 1991), climat caractérisant également les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche. On peut donc présumer que ces lignes représentent également la période de repos hivernale annuelle chez R. septentrionalis.

En plus des LAC, d'autres structures circulaires étaient parfois visibles sur les coupes. Dans certains cas, il s'agissait de fausses LAC, vraisemblablement attribuables à une interruption temporaire dans la croissance estivale pouvant avoir des causes multiples, dont la dépense importante d'énergie requise pour la reproduction, une température impropre à la croissance ou une faible disponibilité de ressources alimentaires. Chez d'autres animaux, des LAC étaient dédoublées, un phénomène également observé chez Bufo bufo (Hemelaar et van Gelder 1980), B. americanus (Gravel 1991) et Necturus maculosus (Laurin, non publié) et généralement attribué à un sursaut de croissance consécutif à un réchauffement momentané de la température du milieu en saison pré-hivernale.

D'autre part, les distributions de fréquence des diamètres de la cavité médullaire et de la première LAC ne se chevauchaient que très légèrement (figure 12), ce qui suggère que la résorption endostéale n'était généralement pas suffisante pour faire disparaître la première LAC. Ces observations permettent de prétendre que la méthode utilisée fournissait des résultats fiables quant à l'âge et au patron de croissance des spécimens.

4.2 SQUELETTOCHRONOLOGIE

4.2.1 Histomorphologie

L'observation de la structure histologique des coupes de phalanges ne fournissait pas en elle-même d'indices quant aux taux de croissance relatifs des spécimens. En effet, le nombre et la forme des ostéocytes, indicateurs potentiels de la rapidité de la croissance, ne différaient pas entre les individus des réserves Ashuapmushuan et Mastigouche. De plus, la présence d'os lamellaire, indiquant une croissance ralentie, ne semblait pas plus fréquente chez les spécimens de l'une ou l'autre réserve. Ces seules structures histologiques ne permettaient donc pas de déduire de différences quant au taux de dépôt osseux chez les grenouilles des deux réserves. Cependant, tel que constaté plus haut, les droites exprimant la croissance corporelle demeuraient parallèles entre les âges de 1 et 2 ans chez les spécimens des réserves Mastigouche et Ashuapmushuan, malgré la durée réduite de la saison de croissance dans cette dernière réserve. Le nombre et la forme des ostéocytes et la présence d'os lamellaire ne semblent donc pas refléter la vitesse de croissance, du moins chez les deux populations étudiées de Grenouilles du Nord.

Par contre, la disposition des lignes d'arrêt de croissance par rapport au périmètre externe de la phalange pouvait fournir des informations sur le patron de croissance estival des spécimens. En effet, si l'épaisseur du dépôt osseux au-dessus de la dernière LAC reflète précisément la croissance corporelle de l'animal, celle-ci serait plus rapide pendant la première moitié de la saison, puisque plus de 70 % de l'addition annuelle d'os périostique était complétée dès les premières semaines de juillet. Un tel patron de croissance osseuse ou corporelle annuelle est également mentionné chez d'autres espèces d'Anoures (*R. pipiens*: Leclair et Castanet 1987; *Hyla chrysoscelis*: Ritke *et al.* 1991). Des observations indiquent d'ailleurs que les Grenouilles du Nord de la réserve Mastigouche s'alimentent beaucoup plus intensivement au mois de juin qu'en juillet et qu'elles sont moins fréquemment observées en août (J. Leclerc, comm. personnelle). L'énergie assimilée pour la croissance corporelle serait donc plus importante au début de l'été.

4.2.2 Structure d'âge et longévité

Dans tous les groupes observés, les femelles avaient soit atteint un âge plus avancé que celui des mâles (réserve Mastigouche), soit atteint l'âge maximal dans des proportions plus grandes que celles des mâles (réserve Ashuapmushuan). Cette tendance a été observée chez plusieurs autres Ranidés présentant un dimorphisme sexuel de taille (Berven 1982; Gibbons et McCarthy 1984; Hemelaar 1988; Neveu 1991; Paton *et al.* 1991; Bastien et Leclair 1992; Ryser [non publié]) de même que chez certaines populations de Bufonidés (Hemelaar et van Gelder 1980). Ce phénomène pourrait être attribuable à une mortalité différentielle liée au sexe, dûe soit à la prédation, soit à l'adoption d'une stratégie de reproduction maximisant l'effort annuel de

reproduction plutôt que la longévité. Heeden (1972) indique que les Grenouilles du Nord mâles au Minnesota atteignaient la maturité sexuelle aux environs de 45-50 mm, soit moins d'un an après leur métamorphose, alors que la taille minimale à la reproduction chez les femelles est de 54-59 mm et n'est atteinte qu'un an ou plus après la métamorphose. Plusieurs auteurs indiquent aussi que les mâles de différentes espèces d'Amphibiens et de Reptiles atteignent le stade reproductif avant les femelles (Berven 1982; Gibbons et McCarthy 1984; Hemelaar 1985, 1988; Hemelaar et van Gelder 1980; James 1991; Neveu 1991; Paton et al. 1991; Ritke et al. 1991; Ryser [non publié]).

Les résultats obtenus au cours de la présente étude correspondent en partie avec ces observations, du moins pour les individus de la réserve Mastigouche, où les femelles adultes étaient significativement plus âgées que les mâles. Ainsi, la taille minimale observée chez les individus parvenus au stade reproductif était plus élevée chez les femelles que chez les mâles, autant dans la réserve Ashuapmushuan (60,0 mm vs 56,5 mm) que dans la réserve Mastigouche (47,0 mm vs 45,5 mm). De plus, nous avons observé des modifications profondes dans le rapport des sexes entre les groupes d'âge. Dans la réserve Ashuapmushuan, le rapport des sexes passait d'un surnombre de mâles chez les juvéniles (16 mâles : 10 femelles) à une égalité numérique chez les adultes (31 mâles : 31 femelles). Dans la réserve Mastigouche, ce rapport passait d'une égalité numérique chez les juvéniles (6 mâles : 6 femelles) à un surnombre marqué de femelles chez les adultes (39 mâles : 71 femelles). Ces dernières proportions ne semblent pas être l'effet du hasard, puisque de nouveaux effectifs obtenus en 1992 et 1993 dans les lacs Lafond, Mastigou et Montour de la réserve Mastigouche

comptaient au total 38 mâles pour 84 femelles (tous adultes), soit un rapport de 1 mâle : 2,2 femelles (J. Leclerc, comm. pers.). Ces données appuient l'hypothèse d'une mortalité différentielle liée au sexe entraînant, de façon très manifeste dans la réserve Mastigouche, des différences intersexuelles d'âge moyen.

Dans tous les groupes provenant de la réserve Ashuapmushuan, la structure d'âge mettait en évidence les individus de 2 ans. Ceci ne peut être attribué uniquement à un recrutement plus élevé dans une cohorte donnée, puisque les échantillons furent prélevés pendant deux années consécutives, soit 1990 et 1991. Par contre, ce résultat pourrait avoir pour origine une capture proportionnellement importante de spécimens de 2 ans en 1990, par rapport aux autres âges. Ainsi, les spécimens faisant partie de cette cohorte, en plus de subir une mortalité naturelle probablement élevée entre la 2^e et la 3^e année de vie post-métamorphique, auraient été relativement peu nombreux l'année suivante, à cause de ce prélèvement important. Par contre, les individus âgés de 1 an en 1990 ont subi un prélèvement relativement moindre pendant cette année et seraient plus nombreux en 1991, ce qui expliquerait en partie pourquoi tous les spécimens capturés pendant cette dernière année étaient âgés de 2 ans. Cela n'explique pas, toutefois, pourquoi aucun spécimen âgé de 1 an ou de 3 ans n'ait été capturé en 1991. Enfin, une autre possibilité serait un phénomène de mortalité ou de probabilité de capture sélective à certains âges ou à certaines tailles, tel qu'observé ou suggéré par certains auteurs chez d'autres espèces d'Amphibiens (Gibbons et Mc Carthy 1984; Duellman et Trueb 1986) et de poissons (Tesch 1968).

Les individus de la réserve Mastigouche semblaient par contre démontrer une structure d'âge plus conforme à celle obtenue dans la plupart des autres études, i.e., une majorité d'individus se retrouvant dans les classes d'âges inférieures, leur abondance diminuant avec l'âge. Ainsi, chez les mâles de tous les lacs échantillonnés, les individus âgés d'un an étaient les plus nombreux. Les femelles suivaient un patron similaire dans le lac Smith et le lac Mastigou (tous groupes confondus). On remarque cependant la très faible proportion de juvéniles nouvellement métamorphosés dans la plupart des échantillons. Cela peut résulter d'un biais de capture, puisque ces juvéniles ne fréquentaient pas forcément les mêmes habitats que les individus plus âgés (J. Leclerc, communication personnelle). Les individus de plus grande taille sont aussi plus faciles à localiser et de capture plus aisée.

Comme les arguments de Schueler le présumaient, l'âge moyen des individus ayant atteint la maturité sexuelle était significativement plus élevé dans la réserve Ashuapmushuan que dans la réserve Mastigouche, située plus au sud. Sans relever nécessairement d'un phénomène commun, de telles différences d'âge sont également observées entre populations de différentes latitudes chez R. catesbeiana (Bruneau et Magnin 1980), R. sylvatica (Berven 1982; Bastien et Leclair 1992) et B. bufo (Hemelaar 1988) ou entre populations de différentes altitudes chez R. sylvatica (Berven 1982) et R. temporaria (Ryser, non publié). Dans d'autres groupes taxonomiques, des âges plus avancés ont également été relevés en haute altitude ou latitude chez des tritons (Caetano et Castanet 1993), et des lézards (Saint-Girons et al. 1989), par rapport à des individus de populations voisines vivant en plus basse altitude ou latitude. Le mécanisme d'établissement de ces différences varient cependant entre ces espèces, certains auteurs

l'attribuant à une croissance plus lente chez les populations de haute altitude ou de haute latitude, ces individus requérant alors une année supplémentaire pour atteindre la taille corporelle minimale pour la reproduction (Ryser, non publié), d'autres à la maturation précoce des populations de basses altitudes ou de basses latitudes (Schueler 1975; Berven 1982; Saint-Girons *et al.* 1989; Caetano et Castanet 1993), ou à la combinaison de ces facteurs (Hemelaar 1988). Dans le cas des deux populations de *R. septentrionalis* faisant l'objet de cette étude, la différence d'âge observée semble être davantage attribuable à la maturation hâtive des individus de la réserve Mastigouche, puisque la croissance corporelle était en fait plus rapide chez les individus provenant de la réserve Ashuapmushuan, ou au phénomène de mortalité différentielle discuté plus haut. Notons que ce sont les femelles de la réserve Mastigouche qui démontraient la longévité potentielle la plus importante, pouvant atteindre l'âge de 4 ans chez quelques individus.

La notion de longévité physiologique prédit que des individus vivant dans un milieu où la saison de croissance est plus courte devraient atteindre une plus grande longévité absolue (nombre de saisons), vivant en moyenne le même nombre de jours actifs que des individus vivant plus au sud et bénéficiant d'une saison de croissance plus longue (Dajoz 1982, Saint-Girons *et al.* 1989). Selon les résultats obtenus, la longévité physiologique moyenne des Grenouilles du Nord adultes de la réserve Ashuapmushuan serait de 228 jours chez les femelles (95 jours sans gel/an x 2,4 ans) et de 209 jours chez les mâles (95 jours sans gel/an x 2,2 ans). Dans la réserve Mastigouche, les valeurs correspondantes seraient de 204 jours chez les femelles (120 jours sans gel/an x 1,7 ans) et de 156 jours chez les mâles (120 jours sans gel/ans x 1,3 ans).

Ces résultats démontrent que la longévité physiologique offre une plus grande similitude chez les femelles des deux réserves (24 jours de différence) que chez les mâles (53 jours de différence). La longévité physiologique plus courte des mâles de la réserve Mastigouche pourrait être reliée à un phénomène de mortalité différentielle, tel que discuté plus haut. Une plus grande similitude entre les longévités physiologiques des femelles que des mâles a également été observée par Bastien et Leclair (1992) chez des populations de R. sylvatica provenant du Maryland, de Virginie et de la réserve Mastigouche, ce qui était attribué à la maturation hâtive des mâles, réduisant leur longévité potentielle. Chez cette dernière espèce, la longévité physiologique des individus provenant de la région de Trois-Rivières était plus importante (416 jours chez les femelles et 364 jours chez les mâles) que chez les deux populations étudiées de R. septentrionalis.

La phase larvaire n'a pas été considérée dans le calcul de la longévité physiologique. Or, si cette phase larvaire a une durée probable d'un an dans la réserve Mastigouche, il est possible que la population nordique de R. septentrionalis (réserve Ashuapmushuan) bénéficie d'une année supplémentaire de croissance larvaire (Leblanc 1992). Il est donc très difficile d'effectuer des comparaisons rigoureuses quant à la longévité physiologique totale entre différentes populations et, a fortiori, entre différentes espèces. Enfin, il est possible que des facteurs exogènes, par exemple la prédation, ou encore une maturation précoce, empêchent les individus de réaliser leur pleine longévité potentielle (Bastien et Leclair 1992).

4.2.3 Structure de taille corporelle

4.2.3.1 Établissement du dimorphisme sexuel de taille

Le dimorphisme de taille était présent et atteignait des valeurs similaires dans les différents lacs de la réserve Mastigouche, ainsi que chez l'ensemble des individus dans les deux réserves. Selon Shine (1979), les femelles démontrent une taille supérieure aux mâles chez environ 90 % des espèces d'Anoures, cette différence de taille s'établissant avant ou au moment de la maturité sexuelle. Dans le cas de R. septentrionalis, les courbes de croissance établies à partir des valeurs de LMC rétrocalculées permettent de constater que les femelles étaient en moyenne plus grandes que les mâles à tous les âges, mais que cette différence de taille était la moins prononcée à l'âge de 1 an, s'accroissant par la suite. La plupart des auteurs consultés confirment la coïncidence de l'atteinte de la maturité sexuelle avec une diminution marquée du taux annuel de croissance (Francillon 1979; Hemelaar 1981; Gibbons et McCarthy 1983, 1984; Esteban 1990; Caetano et Castanet 1993). Ainsi, si l'établissement du dimorphisme sexuel est en grande partie complété au moment de la maturité sexuelle, il est logique que les femelles adultes de la réserve Mastigouche aient en moyenne une taille supérieure à celle des mâles puisqu'elles atteignent ce stade à un âge significativement plus avancé que les mâles de cette population. Comme la croissance corporelle ralentit de façon importante après l'atteinte de la maturité, les mâles ne pourraient jamais combler leur déficit de taille avec les femelles, celles-ci bénéficiant d'une période de croissance rapide prolongée.

De plus, chez tous les groupes étudiés, les femelles grandissaient plus rapidement que les mâles pour chacune des années de vie post-métamorphique où ce paramètre était comparable. Ainsi, ce n'était pas uniquement par leur longévité accrue, mais également par un taux de croissance supérieur que les femelles atteignaient une LMC moyenne supérieure à celle des mâles de la même population. Un taux de croissance supérieur chez les femelles, contribuant à l'établissement du dimorphisme sexuel de taille chez les adultes a également été observé chez plusieurs autres espèces d'Amphibiens (Gibbons et McCarthy 1984; Ryser 1988; Ritke et al 1991; Flageole et Leclair 1992; Ryser [non publié]) et est parfois attribué à l'atteinte plus précoce chez les mâles de la maturité sexuelle, freinant la croissance (Hemelaar 1981, 1988; Neveu 1991). Le dimorphisme sexuel observé chez R. septentrionalis dans la réserve Mastigouche résultait ainsi probablement de la conjugaison de la longévité accrue, de la maturation retardée et du taux de croissance supérieur observés chez les femelles, ces trois facteurs étant interreliés.

Dans la réserve Ashuapmushuan, le mécanisme d'établissement du dimorphisme sexuel semble différent, car l'âge moyen des individus sexuellement matures n'était pas significativement différent entre mâles et femelles, bien que ces dernières aient tendance à être plus vieilles. On remarque aussi que chez ces individus, le taux de croissance des femelles pendant la première demi-année de vie post-métamorphique se démarquait beaucoup plus de celui des mâles que chez les grenouilles provenant de la réserve Mastigouche (figure 21). Ainsi, le dimorphisme sexuel s'installait déjà chez les juvéniles et atteignait une valeur de 1,05 à 1 an. Par la suite, le dimorphisme continue à s'accroître pendant la deuxième année, passant de

1,05 à 1,09 et ensuite pendant la troisième année, où il atteint sa valeur maximale de 1,12. Ainsi, le dimorphisme sexuel de taille observé dans la réserve Ashuapmushuan serait attribuable à un taux de croissance supérieur chez les femelles, à la fois pendant la période d'immaturité sexuelle et pendant toute la vie adulte. Le dimorphisme moyen observé chez l'ensemble des individus capturés dans la réserve Ashuapmushuan (1,10) est inférieur au dimorphisme spécifique à 3 ans (1,12), car l'âge moyen des individus est inférieur à 3 ans et ne diffère pas significativement entre les individus des deux sexes. Si les âges moyens avaient été les mêmes que dans la réserve Mastigouche, soit de 1,7 ans (femelles) et de 1,3 ans (mâles), les valeurs correspondantes de LMC selon les courbes de croissances illustrées à la figure 21, atteindraient respectivement, 60,7 mm et 50,8 mm, pour une valeur moyenne de dimorphisme sexuel de 1,19. La valeur de 1,10 réellement observée dans la réserve Ashuapmushuan résulte donc d'une structure d'âge plus équilibrée entre mâles et femelles comparativement à la situation dans la réserve Mastigouche.

4.2.3.2 Différences inter-sites

Tel qu'illustré aux figures 5 et 6, la LMC des spécimens suivait une distribution bimodale dans la réserve Ashuapmushuan, mais unimodale dans la réserve Mastigouche. Ce résultat vient du fait que les grenouilles formant le premier mode dans la réserve Ashuapmushuan étaient toutes âgées d'un an, donc sexuellement immatures au moment de la capture. Ces individus seraient donc équivalents physiologiquement aux juvéniles immatures (donc âgées de moins d'un an) capturés dans la réserve Mastigouche et formant la portion inférieure de la distribution des LMC. Cette observation pourrait

expliquer la rareté relative de ces deux groupes d'individus, sur la base de leur immaturité sexuelle. Tel que discuté plus haut, les grenouilles immatures ne démontrent pas de comportement sexuel, sont de plus petite taille et ne fréquentent pas toujours les mêmes milieux que les individus ayant atteint la maturité sexuelle, ce qui rend leur localisation et leur capture plus difficile.

Dans la réserve Ashuapmushuan, la LMC moyenne des adultes et les LMC modales atteignaient des valeurs supérieures à celles observées dans la réserve Mastigouche (figures 5 et 6). Des hypothèses multiples peuvent être invoquées pour expliquer ce phénomène. D'abord, comme l'ont démontré les courbes de croissance établies par rétrocalcul, la LMC des individus de la réserve Ashuapmushuan était supérieure à celle de leurs congénères de la réserve Mastigouche à tous les âges comparables de leur vie. De plus, la taille présumée à la métamorphose était déjà plus élevée chez les Grenouilles du Nord de la réserve Ashuapmushuan que chez celles de la réserve Mastigouche, bien que cet écart puisse à certaines années être moindre que la valeur de 10 mm trouvée au cours de cette étude. Des spécimens récemment métamorphosés capturés en 1993 dans les lacs Smith et Lafond mesuraient respectivement 37,6 mm et 34,5 mm en moyenne (J. Leclerc, comm. pers.), comparativement aux valeurs d'environ 40 mm observées dans la réserve Ashuapmushuan au cours de la présente étude. Une partie de l'écart de taille observé entre les individus des deux réserves serait donc déjà visible au moment de la métamorphose. Cette différence de LMC à ce moment pourrait être attribuable à une période larvaire prolongée chez les Grenouilles du Nord de la réserve Ashuapmushuan. Des observations récentes indiquent que la période larvaire aurait une durée de 2 ans dans la réserve Ashuapmushuan par rapport à 1 an dans la réserve

Mastigouche (Leblanc 1992). Cette année supplémentaire serait une conséquence de la plus faible température moyenne dans la réserve Ashuapmushuan, qui affecte négativement le taux de différenciation tissulaire, prolonge la durée du développement larvaire, et favorise la croissance de la masse corporelle (Duellman et Trueb 1986). Ainsi, cette seconde année de croissance larvaire permettrait aux têtards de la réserve Ashuapmushuan d'atteindre une taille supérieure au moment de la métamorphose.

Cependant, les tailles corporelles à métamorphose ne sont pas seules en cause dans la plus grande taille des grenouilles de la réserve Ashuapmushuan. On remarque en effet que les taux de croissance post-métamorphiques y étaient soit égaux, soit supérieurs à ceux observés dans la réserve Mastigouche. Une différence dans la durée de la période d'immaturité sexuelle interviendrait, les individus de la réserve Mastigouche consacrant la plus grande partie de leur énergie dans la voie de la reproduction un an plus tôt que leurs congénères de la réserve Ashuapmushuan. La taille des spécimens matures et leur âge déterminé par squelettechronologie révèlent ces différences. Des explications additionnelles au plus fort taux de croissance des grenouilles de la réserve Ashuapmushuan peuvent être apportées. Par exemple, l'hypothèse d'une plus grande disponibilité de nourriture est appuyée par l'analyse des contenus stomacaux, qui démontrait que les individus de la réserve Ashuapmushuan avaient en moyenne dans l'estomac une masse et un nombre d'items beaucoup plus élevés que ceux de la réserve Mastigouche. Un échantillonnage sur une période plus étendue serait toutefois nécessaire pour certifier cette hypothèse, celle-ci étant limitée à quelques jours au cours de la présente étude. Une plus faible disponibilité de nourriture dans un

écosystème méridional par rapport à un écosystème plus nordique a également été notée par Saint-Girons et al. (1989), en France. Enfin, une autre possibilité résiderait dans une adaptation physiologique qui permettrait aux individus de la réserve Ashuapmushuan de compenser leur saison de croissance écourtée par un taux de croissance supérieur à celui des Grenouilles du Nord de la réserve Mastigouche. Une adaptation de ce genre a d'ailleurs déjà été observée chez les têtards de la Grenouille verte (Berven et al. 1978) et chez certaines espèces de poissons (Menidia sp.; Conover et Present 1990).

4.2.3.3 Hypothèse de Schueler

L'un des objectifs de ce travail était de vérifier l'hypothèse de Schueler (1975) selon laquelle les Grenouilles du Nord à une latitude comme celle de la réserve Mastigouche atteignent la maturité sexuelle plus rapidement et conséquemment à des âges moins avancés que des spécimens provenant de régions plus nordiques comme la réserve Ashuapmushuan. Les résultats observés confirment la prévision, puisque les individus de la réserve Ashuapmushuan ne se reproduisaient pas avant d'avoir atteint l'âge de 2 ans, alors que la plupart des individus de la réserve Mastigouche avaient atteint le stade reproductif dès l'âge de 1 an. Des différences dans la phénologie de la reproduction expliquent en partie le phénomène. En effet, contrairement à la tendance latitudinale généralement observée, la Grenouille du Nord se reproduit tôt en saison dans le nord de sa distribution comparativement à ce qui a cours au sud (Bleakney 1958). Ainsi, dans la réserve Ashuapmushuan, la reproduction a habituellement lieu au début du mois de juin, alors qu'elle ne débute qu'au cours du mois de juillet dans la

réserve Mastigouche (J. Leclerc, communication personnelle). Les individus de cette réserve, bénéficiant d'un mois de plus pour avancer leur développement, ont pu atteindre le stade reproductif au mois de juillet suivant l'année de leur métamorphose, alors que ceux de la réserve Ashuapmushuan ne pourraient pas participer à la reproduction après cet intervalle, celle-ci ayant lieu trop tôt au printemps.

Les courbes de croissance illustrées à la figure 21 viennent appuyer cette hypothèse. À 1,5 ans, soit au mois de juillet de la seconde année de vie post-métamorphique, les valeurs moyennes de LMC correspondantes pour les individus de la réserve Mastigouche dépassent toutes 45,0 mm, valeur minimale observée chez un individu ayant atteint le stade reproductif parmi les spécimens de cette réserve. À cet âge, les individus de la réserve Mastigouche auraient donc pour la plupart atteint la taille minimale requise pour se reproduire. C'est ainsi que la presque totalité des femelles (94,6 %) comme des mâles (93,1 %) âgés de 1 an au moment de la capture avaient atteint la maturité sexuelle. Par contre, dans la réserve Ashuapmushuan, toujours selon les courbes de croissance de la figure 21, la LMC moyenne en juin de la seconde année de croissance post-métamorphique serait d'environ 55 mm, ce qui serait une longueur insuffisante pour les mâles, chez qui la plus faible LMC observée pour un spécimen sexuellement mature était de 56,5 mm, et à plus forte raison pour les femelles, chez qui cette valeur minimale était de 60,0 mm. Une reproduction plus tardive dans l'année (août, par exemple) au moment où les spécimens ont théoriquement atteint la taille à maturité, mettrait peut-être la survie des très jeunes têtards en danger à l'approche de l'hiver.

L'hypothèse de Schueler (1975) prévoyait également que la mortalité annuelle devait être élevée chez les populations de Grenouille du Nord vivant en sympatrie avec le Ouaouaron, les chances d'atteindre un âge avancé étant réduites à cause de la prédation exercée par ce dernier. Les différences d'âge moyen entre grenouilles des deux réserves et l'évolution des rapports des sexes entre juvéniles et adultes indiquent bien une mortalité plus élevée dans la réserve Mastigouche que dans la réserve Ashuapmushuan. Toutefois, le rôle du Ouaouaron demeure ambigu, car les trois Grenouilles du Nord les plus âgées (4 ans) ont été capturées dans des lacs où les deux espèces vivaient en conditions de sympatrie. De plus, la maturité sexuelle précoce et la longévité moindre des individus de la réserve Mastigouche était même visible chez les individus capturés dans le lac Smith, où l'on ne retrouve pas de Ouaouaron. De plus, l'analyse des contenus stomacaux de Ouaouarons prélevés dans les lacs Mastigou et Lafond n'a pas révélé la présence de Grenouilles du Nord dans les estomacs, à l'exception de quelques têtards en métamorphose. Le Ouaouaron ne semble donc pas exercer une pression de prédation très importante sur la Grenouille du Nord, du moins dans les lacs étudiés. Si le Ouaouaron a un effet négatif sur cette espèce, il se situerait plutôt au niveau de la compétition alimentaire. Toutefois, même ce rôle demeure obscur, puisque pendant la deuxième et la troisième année de croissance, les femelles vivant en sympatrie avec le Ouaouaron avaient un taux de croissance supérieur à celui des femelles du lac Smith. Cette observation cadre mal avec l'hypothèse d'un effet de la compétition alimentaire avec le Ouaouaron. L'action d'autres espèces compétitrices ou prédatrices n'est pas exclue, mais le climat et les conditions de reproduction demeurent peut-être les principaux facteurs en cause dans la maturation précoce et la longévité moyenne moindre des Grenouilles du Nord

de la réserve Mastigouche par rapport à celles de la réserve Ashuapmushuan.

Un facteur physiologique pourrait également entrer en action, puisque Reznick (1990) a démontré que la vitesse de croissance influence le processus de maturation chez les poissons (Poecilia reticulata). Augert et Joly (1993) ont supposé l'existence d'un tel phénomène pour expliquer la différence de taille corporelle à la maturation chez deux populations de grenouilles (R. temporaria) en Europe. Ainsi, la vitesse de croissance juvénile des Grenouilles du Nord de la réserve Mastigouche entraînerait une maturation hâtive de ces individus. Cependant, il est difficile de distinguer clairement les facteurs proximaux et ultimes jouant dans l'établissement du patron de croissance des individus des deux réserves. La discussion précédente repose sur la prémisse que les individus des différents lacs forment des populations indépendantes. Les échanges interpopulationnels ne sont toutefois pas exclus en raison de la proximité de certains lacs échantillonnés et des possibilités de migrations des Grenouilles du Nord en milieu terrestre (Heeden 1986). Des études ultérieures pourraient apporter des éclaircissements sur ce point et sur la croissance corporelle en étudiant d'autres lacs allopatriques au Ouaoaron à différentes latitudes, ainsi que des lacs sympatriques expérimentaux dont les Ouaoarons seraient retirés. Le suivi de la dynamique et du patron de croissance typique des populations de Grenouilles du Nord dans de tels lacs apporterait des informations essentielles à la compréhension des déterminants de la taille corporelle et de la maturation chez cette espèce.

Globalement, l'avantage de taille corporelle des femelles de la réserve Ashuapmushuan par rapport à celles de la réserve Mastigouche résulterait d'une combinaison de phénomènes: une taille à métamorphose plus importante, une maturité retardée permettant une croissance rapide pour une seconde année, et éventuellement une abondance accrue de ressources alimentaires.

4.3 MORPHOMÉTRIE DU MUSEAU ET RÉGIME ALIMENTAIRE

Les analyses de covariance ont démontré qu'un seul groupe se démarquait clairement des autres pour l'ensemble des caractères morphométriques du museau étudiés, soit les femelles de la Réserve Ashuapmushuan. Comme leur taille moyenne était également supérieure à celle de tous les autres groupes, on serait tenté d'expliquer leur particularité par cette supériorité de taille. Toutefois, cette supposition ne peut être retenue, car l'analyse de covariance a justement pour rôle de comparer des caractères entre deux groupes en éliminant l'effet des écarts de taille entre les animaux des différents groupes.

Les résultats observés ne correspondent pas à ceux de Ruibal (1957), qui notait une augmentation de la valeur du rapport h/lo avec une augmentation de la latitude chez des R. pipiens (mâles et femelles groupés) et rapportait la même tendance chez R. clमितans et R. sylvatica. Au contraire, dans notre étude, les femelles seules sont significativement différentes sur ce point, et dans le sens inverse de celui trouvé par Ruibal. Ainsi, les femelles de la réserve Mastigouche (population du sud) ont une valeur moyenne de h/lo supérieure à celle observée chez les femelles de la

Réserve Ashuapmushuan (population du nord). La tendance géographique d'un museau plus court chez les populations nordiques détectée par Ruibal ne semble donc pas s'appliquer aux populations de R. septentrionalis étudiées.

La largeur de la mâchoire diffère plus nettement entre mâles et femelles d'une même population qu'entre individus de même sexe des deux réserves. Nos résultats ne vont pas non plus dans le même sens que l'hypothèse émise par Licht (1985), lors de son étude sur R. pretiosa en Colombie-Britannique. Cet auteur avait constaté que les individus de cette espèce avaient la mâchoire moins large que celle d'une espèce compétitrice (R. aurora) en situation de sympatrie, alors que Dunlap (1955) n'avait pas observé de différence entre ces espèces chez des populations vivant en situation d'allopatrie dans l'état de l'Oregon.

Licht (1985) suggérait qu'un phénomène de déplacement de caractère pouvait expliquer ces différences, la divergence de taille de la mâchoire permettant une meilleure séparation des niches alimentaires chez ces espèces en situation de sympatrie. Cette hypothèse peut difficilement être invoquée dans notre étude, puisque seules les femelles de la réserve Ashuapmushuan ont la mâchoire plus large que celle des femelles de la réserve Mastigouche. De plus, à taille égale, cette différence est minime (ex: 3% pour les femelles mesurant 60 mm) par rapport à la différence de 15% entre les valeurs moyennes. On devrait aussi s'attendre à une différence de largeur de la mâchoire chez les mâles, ce que l'on n'observe pas dans la présente étude.

La différence de largeur de la mâchoire entre mâles et femelles peut être l'expression d'un caractère sexuel secondaire liée à la double fonction alimentaire et vocale de la gueule chez les mâles. Les organes de chant des grenouilles mâles (larynx, sacs vocaux) étant situés au niveau de la gorge et du museau (Duellman et Trueb 1986), les dimensions de la gueule doivent influencer l'émission des vocalisations. D'autre part, les faibles différences de largeur et de longueur de mâchoire observées entre les femelles des deux réserves peuvent être des résultats fortuits dûs aux effectifs considérés ou la conséquence d'allométries de croissance affectées par les conditions climatiques sous lesquelles évoluent les animaux; il est connu à cet effet que la température peut affecter la longueur relative des membres chez certains anoures (Repa 1977, in Regnier 1983).

Au niveau du régime alimentaire, la prédominance des Ephéméroptères dans la diète des animaux d'une réserve, des Odonates dans celle des autres, peut s'expliquer par l'écologie de ces insectes. La période d'échantillonnage dans la Réserve Ashuapmushuan a sans doute coïncidé avec l'émergence massive d'une génération d'Ephémères, réputées pour leur abondance lors de cette période (Borror et White 1970). La période plus tardive d'échantillonnage effectuée dans la Réserve Mastigouche ne correspondait sans doute pas à une telle phase. Les Odonates y étaient par contre très visibles lors de l'échantillonnage, alors que peu de ces insectes ont été aperçus pendant la session de capture des grenouilles dans la Réserve Ashuapmushuan. On peut donc supposer que les Odonates n'avaient pas encore complété leur émergence au moment de l'échantillonnage dans la Réserve Ashuapmushuan, d'où leur faible importance dans la diète des Grenouilles du Nord de cet endroit.

La différence dans la consommation de Diptères est cependant plus difficile à interpréter. Ces insectes avaient certainement complété leur émergence printanière dans les deux réserves, puisqu'ils ont été trouvés en abondance dans les estomacs des deux populations. Peut-être la différence se situe-t-elle au niveau des espèces de Diptères consommés et de leurs comportements respectifs; certaines espèces ont l'habitude de voler en nuage compact, facilitant ainsi leur repérage et leur capture en grand nombre. Il est d'ailleurs peu probable que les milliers de Diptères retrouvés dans certains estomacs aient été capturés un à un par les Grenouilles du Nord. Leur densité devait être assez élevée pour permettre aux grenouilles d'en saisir plus d'un par coup de langue.

Les différences absolues entre les valeurs moyennes des différents caractères étudiés sur les museaux, dûes aux tailles respectives des grenouilles, et la différence relative (minime) de largeur de la gueule entre les groupes mentionnés ne se traduisent pas par la prise de plus grosses proies; elles n'expliquent pas non plus l'absorption d'une plus grande masse d'items chez les grenouilles de la Réserve Ashuapmushuan. La plus grande taille des Grenouilles du Nord en allopatrie pourrait expliquer ce dernier phénomène, mais ne semble pas reliée au processus de prise de nourriture. L'ensemble de ces résultats nous porte à croire que l'hypothèse du déplacement de caractère chez la Grenouille du Nord en présence du Ouaouaron ne peut être retenue.

D'autres considérations peuvent appuyer cette conclusion. Par exemple, bien qu'un chevauchement des niches alimentaires du Ouaouaron et de la

Grenouille du Nord soit observé (Stewart & Sandison 1972; J. Leclerc, comm. pers.), nous ne pouvons pas conclure à une situation de compétition pour la nourriture sans connaître le niveau d'abondance des ressources (Wiens 1977; Hayes & Jennings 1986). Ainsi, la pression sélective exercée par le Ouaouaron ne suffit peut-être pas à entraîner l'évolution d'une stratégie de compétition (ex: déplacement de caractère), chez R. septentrionalis.

De plus, dans la Réserve Mastigouche, nous avons observé que la répartition des Ranidés variait d'une année à l'autre (Courtois et al, in prep.), de sorte que la condition d'allopatrie ou de sympatrie de la Grenouille du Nord sur un lac donné était parfois sporadique. Or, la plupart des travaux faisant état de déplacement de caractère (Schoener 1970, Crowder 1984, Schuller et al 1985) se situent dans un contexte de stabilité et de pression sélective constante et prolongée. La nature des interactions entre la Grenouille du Nord et le Ouaouaron reste donc largement incomprise; un suivi à long terme de la dynamique de leurs populations en situation de sympatrie et d'allopatrie s'impose, ainsi que des études comparatives de la croissance de la Grenouille du Nord dans les deux situations.

4.4 FÉCONDITÉ

Les données recueillies au cours de la présente étude indiquent que le nombre d'oeufs présents dans la cavité corporelle des femelles était significativement et positivement corrélé avec la taille corporelle des individus dans chacun des trois groupes étudiés (lac Louvelot, réserve Ashuapmushuan; lacs Smith et Montour, réserve Mastigouche). Cette tendance, également observée chez les R. septentrionalis de Nouvelle-

Écosse (Gilhen 1983) est documentée chez plusieurs autres espèces d'Anoures (Collins 1975; Kuramoto 1978; Berven 1982, 1988; Ritke et al. 1991). L'accroissement du nombre d'oeufs avec la LMC est dûe au plus grand espace disponible dans la cavité corporelle des femelles. La relation la plus claire en ce qui concerne les différents paramètres de fécondité était donc celle reliant la taille corporelle des femelles et le nombre total d'oeufs contenus dans leur cavité corporelle. La masse individuelle des oeufs, toutefois, n'était pas toujours corrélée significativement avec la LMC ou avec le nombre total d'oeufs. Duellman et Trueb (1986) mentionnent d'ailleurs que les relations impliquant le volume individuel des oeufs, dont la masse est un indice, ne sont pas aussi claires, ni aussi constantes, que celles impliquant le nombre total d'oeufs chez les femelles. On remarque cependant que seules les Grenouilles du Nord de la réserve Ashuapmushuan démontraient une relation positive significative entre le poids individuel des oeufs et la LMC. Compte tenu de cette relation, si des femelles de la réserve Ashuapmushuan étaient matures à moins de 55 mm, (LMC atteinte après seulement 1 an), elles produiraient des oeufs de petite taille dont le faible contenu en réserves énergétiques mettrait potentiellement en péril la survie des embryons dans une région froide.

Même en tenant compte de sa relation avec la LMC, le nombre d'oeufs contenus dans la cavité corporelle était significativement plus élevé chez les femelles de la réserve Ashuapmushuan que chez celles des lacs Smith et Montour de la réserve Mastigouche. Ce résultat ne correspond pas à celui attendu par extension de la théorie de Schueler (1975) aux paramètres de reproduction. En effet, si les femelles vivant en sympatrie avec le Ouaouaron adoptent une tactique écologique de type *r*, on s'attendrait à ce qu'elles

maximisent le nombre total d'oeufs contenus dans la cavité corporelle, au détriment du volume de ceux-ci (MacArthur et Wilson 1967). Or, le nombre d'oeufs était le plus faible chez les femelles du lac Montour, vivant en sympatrie avec le Ouaouaron. Ce résultat est d'autant plus surprenant que la fécondité est en général moins élevée chez les femelles de populations vivant en haute altitude ou en à des latitudes nordiques (Kozłowska 1971; Strong 1972; Berven 1982). Selon Stearns et Koella (1986), les organismes subissant une forte pression de prédation sont soumis à deux tendances contradictoires, soit une maturation hâtive, diminuant le temps de génération, soit une maturation retardée, favorisant la fécondité. Ainsi, les femelles de la réserve Mastigouche maximiseraient leur "fitness" uniquement par le mécanisme de maturation hâtive, affectant le temps de génération. Les femelles de la réserve Ashuapmushuan, au contraire, subiraient une pression sélective poussant vers un nombre d'oeufs plus élevé que chez les femelles de la réserve Mastigouche.

La taille des oeufs, dont la masse individuelle moyenne fournissait un indice, n'était pas significativement différente entre les femelles des trois groupes, avec ou sans compensation pour l'effet de la taille corporelle. Or, selon l'hypothèse de départ, les oeufs des femelles de la réserve Ashuapmushuan auraient dû avoir une masse supérieure à ceux des femelles de la réserve Mastigouche, ou tout au moins à ceux des femelles du lac Montour, vivant en sympatrie avec le Ouaouaron. La masse individuelle des oeufs des femelles de la réserve Ashuapmushuan était effectivement supérieure aux valeurs observées chez les femelles des deux autres lacs, mais pas de façon significative. La taille des oeufs ne semble donc pas directement soumise à une pression sélective spécifique dans les deux

réserves, ou bien étaient soumis à la même pression sélective pour les femelles des différents groupes. Ces conclusions sont basées sur l'hypothèse que les oeufs étaient parvenus au même stade de maturation. Les périodes respectives d'échantillonnage nous laissent croire que cette exigence était respectée.

5.0 CONCLUSION

Dans l'ensemble, les résultats obtenus indiquent que la méthode squelettochronologique de détermination d'âge fournissait des résultats fiables quant à l'âge et au patron de croissance des populations de R. septentrionalis étudiées. L'âge moyen des femelles était plus élevé que celui des mâles dans tous les groupes observés, bien que cette différence ne soit significative que dans la réserve Mastigouche. Dans la réserve Ashuapmushuan, les individus âgés de 2 ans étaient les plus nombreux pendant les deux années de l'étude, alors que les individus de la réserve Mastigouche semblaient démontrer une structure d'âge plus conforme à celle obtenue dans la plupart des autres études, i.e., une majorité d'individus se retrouvant dans les classes d'âges inférieures, leur abondance diminuant avec l'âge. L'âge moyen des adultes et la longévité physiologique étaient plus élevés chez les femelles et les mâles de la réserve Ashuapmushuan que chez leurs congénères de la réserve Mastigouche. Les individus de la réserve Ashuapmushuan n'atteignaient pas la maturité sexuelle avant l'âge de 2 ans, alors que la plupart des individus de la réserve Mastigouche avaient atteint ce stade dès l'âge de 1 an. La période de reproduction, ayant lieu plus tôt dans l'année dans la réserve Ashuapmushuan que dans la réserve Mastigouche, influence possiblement l'âge minimal à la première reproduction. La maturité sexuelle précoce et la longévité moyenne réduite des individus de la réserve Mastigouche ne semblent pas attribuables à la prédation ou à la compétition alimentaire du Ouaouaron. D'autres facteurs, tels la pression exercée par d'autres espèces de prédateurs, les mécanismes physiologiques, le climat et les conditions de reproduction

pourraient jouer un rôle plus important dans l'établissement de ces différences.

Le dimorphisme de taille était présent et atteignait des valeurs similaires dans les différents lacs de la réserve Mastigouche, ainsi que chez l'ensemble des individus dans les deux réserves. De plus, chez tous les groupes étudiés, les femelles grandissaient plus rapidement que les mâles pour chacune des années de vie post-métamorphique où ce paramètre était comparable. Le dimorphisme sexuel observé chez R. septentrionalis dans la réserve Mastigouche résultait de la conjugaison d'une longévité accrue, d'une maturation retardée et d'un taux de croissance supérieur observés chez les femelles, alors que dans la réserve Ashuapmushuan, il serait attribuable à un taux de croissance supérieur chez les femelles, à la fois pendant la période d'immaturité sexuelle et pendant toute la vie adulte. Dans la réserve Ashuapmushuan, la LMC moyenne des adultes et les LMC modales atteignaient des valeurs supérieures à celles observées dans la réserve Mastigouche. La plus grande taille des individus au nord pourrait être attribuable à 1) une période larvaire prolongée chez les Grenouilles du Nord de la réserve Ashuapmushuan, donnant une taille à métamorphose plus importante, 2) un taux de croissance post-métamorphique supérieur à celui des individus de la réserve Mastigouche, conséquence soit d'une meilleure alimentation, soit d'adaptations physiologiques, et 3) des âges moyens plus avancés.

Les analyses de covariance démontrent qu'un seul groupe se démarquait clairement des autres quant à la largeur, la hauteur et la longueur du museau, soit les femelles de la Réserve Ashuapmushuan. La largeur de

la mâchoire diffère plus nettement entre mâles et femelles d'une même population qu'entre individus de même sexe des deux réserves. La différence de largeur de la mâchoire entre mâles et femelles peut être l'expression d'un caractère sexuel secondaire liée à la double fonction alimentaire et vocale de la gueule chez les mâles. Les différences absolues entre les valeurs moyennes des différents caractères étudiés sur les museaux, dûes aux tailles respectives des grenouilles, et la différence relative (minime) de largeur de la gueule entre les groupes mentionnés ne se traduisent pas par la prise de plus grosses proies. Cependant, les grenouilles de la Réserve Ashuapmushuan absorbaient en moyenne une plus grande masse et un plus grand nombre d'items.

Les données recueillies au cours de la présente étude indiquent que le nombre d'oeufs présents dans la cavité corporelle des femelles était significativement et positivement corrélé avec la taille corporelle des individus dans les trois groupes étudiés (lac Louvelot, réserve Ashuapmushuan; lacs Smith et Montour, réserve Mastigouche). Même en tenant compte de sa relation avec la LMC, le nombre d'oeufs contenus dans la cavité corporelle était significativement plus élevé chez les femelles de la réserve Ashuapmushuan que chez celles des lacs Smith et Montour de la réserve Mastigouche. La taille des oeufs, dont la masse individuelle moyenne fournissait un indice, n'était pas significativement différente entre les femelles des trois groupes, avec ou sans compensation pour l'effet de la taille corporelle.

Cette étude a permis de répondre aux principales questions posées, mais en a également soulevé d'autres. Ainsi, la nature des interactions entre

le Ouaouaron et la Grenouille du Nord demeure obscure. De même, le patron de croissance larvaire, affectant vraisemblablement la taille et le développement des juvéniles, demeure très mal connu. Des études ultérieures sont nécessaires afin de mieux comprendre ces mécanismes affectant la démographie de R. septentrionalis.

6.0 RÉFÉRENCES

- Alexander, R. McN. 1974. Functional design in fishes. Hutchinson Publishing Group Ltd, London, United Kingdom.
- Augert, D. et P. Joly. 1993. Plasticity of age at maturity between two neighbouring populations of the common frog (Rana temporaria). Can. J. Zool. 71, 26-33.
- Bagenal, T. B. et E. Braum. 1968. Eggs and early life history. In: IBP Handbook no 3. Methods for assessment of fish production in fresh waters. W. E. Ricker (ed). Blackwell, Oxford and Edingburgh, pp. 159-181.
- Barbault, R. 1987. Pression de prédation et évolution des stratégies démographiques en zone tropicale: le cas des Lézards et des Amphibiens. Revue Zool. Afr. 101(3), 301-327.
- Bastien, H. et R. Jr. Leclair. 1992. Aging Wood Frogs (Rana sylvatica) by skeletochronology. J. Herpetol. 26(2), 222-225.
- Berven, K. A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog Rana sylvatica. I. An experimental analysis of life history traits. Evolution 36, 962-983.
- Berven, K. A. 1988. Factors affecting variation in reproductive traits within a population of wood frogs (Rana sylvatica). Copeia 1988, 605-615.

- Berven, K. A., D. E. Gill et S. J. Smith-Gill. 1978. Countergradient selection in the green frog, Rana clamitans. Evolution 33, 609-623.
- Blair, W. R. 1955. Mating call and stage of speciation in the Microhyla olivacea - M. carolinensis complex. Evolution 9, 469-480.
- Blair, W. F. 1964. Evolution at populational and intrapopulational levels: isolating mechanisms and interspecies interactions in anuran amphibians. Quart. Rev. Biol., 39, 333-344.
- Bleakney, J. S. 1958. A zoogeographical study of the Amphibians and Reptiles of eastern Canada. National museum of Canada, Bulletin no 155, Biological series, no 54
- Borror, D.J. et R. E. White. 1970. A field guide to the insects of America north of Mexico. Houghton Mifflin company, Boston.
- Bruneau, M. et E. Magnin. 1980. Croissance, nutrition et reproduction des Ouagouarons, Rana catesbeiana Shaw (Amphibia, Anura) des Laurentides au nord de Montréal. Can. J. Zool. 58, 175-183.
- Caetano, M. H. et J. Castanet. 1993. Variability and micro-evolutionary patterns in Triturus marmoratus from Portugal: age, size, longevity and individual growth. Amphib.-Reptilia 14, 117-129.

- Caetano, M. H., J. Castanet et H. Francillon. 1985. Détermination de l'âge de Triturus marmoratus (Latreille 1800) du Parc National de Peneda Gerês (Portugal) par squelettochronologie. Amphib.-Reptilia 6, 117-132.
- Castanet, J. 1975. Quelques observations sur la présence et la structure des marques squelettiques de croissance chez les Amphibiens. Bull. Soc. Zool. Fr. 100, 603-620.
- Castanet, J. 1978. Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les lézards. Acta Zool. 59, 35-48.
- Castanet, J. 1981. Nouvelles données sur les lignes cimentantes de l'os. Arch. Biol. 92, 1-24.
- Castanet, J. 1982. Recherches sur la croissance du tissu osseux des reptiles. Application: la méthode squelettochronologique. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris VII.
- Castanet, J., F. Meunier et A. de Ricqlès. 1977. L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les Vertébrés poïkilothermes: données comparatives et essai de synthèse. Bull. Biol. Fr. Belg. 111, 183-202.
- Castanet, J. et E. Smirina. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. Ann. Sci. Nat. Zool. 11, 191-196.

- Castanet, J., F. J. Meunier et H. Francillon-Vieillot. 1992. Squelettechronologie à partir des os et des dents chez les vertébrés. In: Tissus durs et âge individuel des vertébrés, J.-L. Bagliniere, J. Castanet, F. Conand et F. J. Meunier éditeurs, Paris. pp. 257-280.
- Collins, J.P. 1975. A comparative study of the life history strategies in a community of frogs. Ann Arbor: Univ. Michigan, Ph.D. Dissertation.
- Conant, R. et J. T. Collins. 1991. A field guide to reptiles and amphibians, eastern and central North America. Houghton Mifflin company, Boston.
- Conover, D. O. et T. M. C. Present. 1990. Countergradient variation in growth rate: compensation for length of the growing season among Atlantic silversides from different latitudes. Oecologia 83, 316-324.
- Crowder, L. B. 1984. Character displacement and habitat shift in southeastern Lake Michigan: evidence for competition? Copeia 4, 878-883.
- Dajoz, R. 1982. Précis d'écologie. 4e édition, Bordas, Paris. 503 pp.
- Duellman, W. E. et L. Trueb. 1986. Biology of Amphibians. McGraw-Hill, New York. 670 pp.
- Dunlap, D. G. 1955. Inter- and intra-specific variation in Oregon frogs of the genus Rana. Am. Midl. Nat. 54, 314-331.

- Esteban, M. 1990. Environmental influences on the skeletochronological record among recent and fossil frogs. Ann. Sci. Nat. Zool. (Paris). Série 13e, 11, 191-196.
- Flageole, S. et R. Leclair Jr. 1992. Étude démographique d'une population de salamandres (Ambystoma maculatum) à l'aide de la méthode squeletochronologique. Can. J. Zool. 70, 740-749.
- Fouquette, M. J. Jr. 1975. Speciation in chorus frogs I. Reproductive character displacement in the Pseudacris nigrita complex. Syst. Zool. 24, 16-23.
- Francillon, H. 1979. Étude expérimentale des marques de croissance sur les humérus et les fémurs de Tritons crêtés (Triturus cristatus cristatus Laurenti) en relation avec la détermination de l'âge individuel. Acta Zool. (Stockh.) 60, 223-232.
- Francillon, H. 1980. Mise en évidence expérimentale du caractère annuel des lignes d'arrêt de croissance (LAC) chez le Triton crêté, Triturus cristatus (Laur.). Bull. Soc. Zool. Fr. 105, 343-347.
- Francillon, H. et J. Castanet. 1985. Mise en évidence expérimentale du caractère annuel des lignes d'arrêt de croissance squelettique chez Rana esculenta (Amphibia, Anura). C. R. Acad. Sc. Paris 300, 327-332.

- Francillon-Vieillot, H., H. W. Arntzen et J. Geraudie. 1990. Age, growth and longevity of sympatric Triturus cristatus, T. marmoratus and their hybrids (Amphibia, Urodela): a skeletochronological comparison. J. Herpetol. 24, 13-22.
- Francis, R. I. C. C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. J. Fish. Biol. 36, 883-902.
- Gatz, A. J. Jr. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. Ecology 60, 711-718.
- Gibbons, M. M. et T. K. Mc Carthy. 1983. Age determination of frogs and toads (Amphibia, Anura) from North-western Europe. Zool. Scripta 12(2), 145-151.
- Gibbons, M. M. et T. K. Mc Carthy. 1984. Growth, maturation and survival of frogs Rana temporaria L. Holarctic Ecology 7, 419-428.
- Gilbert, M. 1989. Reproduction et croissance de la Grenouille Léopard (Rana pipiens Schreber) dans le Haut-Richelieu, Québec. M. Sc. sciences de l'environnement, UQAM. 58 pp.
- Gilhen, J. 1983. The amphibians and reptiles of Nova Scotia. Nova Scotia museum, Halifax, 162 pp.
- Grant, P. R. 1975. The classical case of character displacement. Evol. Biol. 8, 237-357.

- Gravel, M. 1991. Applicabilité de la squelettochronologie chez le Crapaud d'Amérique (Bufo americanus) dans différentes parties de son aire de répartition. Rapport inédit, Université du Québec à Trois-Rivières. 34 pp.
- Guyétant , R., J. Castanet et H. Pinston. 1984. Détermination de l'âge de jeunes grenouilles, Rana temporaria L. par l'analyse des marques de croissance de coupes transversales d'os compact. C. R. Soc. Biol. 178, 271-277.
- Hayes, M. P. et M. R. Jennings. 1986. Decline of Ranid frog species in western North America: are Bullfrogs (Rana catesbeiana) responsible? J. Herp. 20(4), 490-509.
- Heeden, S. E. 1972. Postmetamorphic growth and reproduction of the mink frog, Rana septentrionalis Baird. Copeia 1972(1), 169-175.
- Heeden, S. E. 1986. The southern geographic limit of the mink frog, Rana septentrionalis. Copeia 1986(1), 239-244.
- Hemelaar, A. 1981. Age determination of male Bufo bufo (Amphibia, Anura) from the Netherlands, based on year rings in phalanges. Amphib.-Reptilia 1, 223-233.
- Hemelaar, A. 1983. Age of Bufo bufo in amplexus over the spawning period. Oikos 40, 1-5.

- Hemelaar, A. 1985. An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of Bufo bufo (L.) and its application to populations from different latitudes and altitudes. Amphib.-Reptilia 9, 135-144.
- Hemelaar, A. 1988. Age, growth and other population characteristics of Bufo bufo from different latitudes and altitudes. J. Herpetol. 22, 369-388.
- Hemelaar, A. S. M. et J. J. van Gelder. 1980. Annual growth rings in phalanges of Bufo bufo (Anura, Amphibia) from the Netherlands and their use for age determination. Neth. J. Zool. 30, 129-135.
- Iriarte, J. A., W. L. Franklin, W. E. Johnson et K. H. Redford. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. Oecologia, 85, 185-190.
- Ischenko, V. G. 1989. Population biology of amphibians. Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol. 3, 119-155.
- James, C. D. 1991. Growth rates and ages at maturity of sympatric scincid lizards (Ctenotus) in central Australia. J. Herpetol. 25(3), 284-295.
- Kozłowska, M. 1971. Differences in the reproductive biology of mountain and lowland common frogs, Rana temporaria L. Acta Biol. Cracov. (Zool.) 14, 17-32.
- Kramek, W. C. 1972. Food of the frog Rana septentrionalis in New York. Copeia 1972 (2), 390-392.

- Krzysik, A. J. 1979. Resource allocation and the niche structure of a streambank salamander community. Ecol. Monogr., 49, 173-194.
- Kuramoto, M. 1978. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. Evolution, 32, 287-296.
- Laurin, G. 1992. Squelettochronologie de Necturus maculosus: rapport méthodologique. Document inédit.
- Leblanc, P. 1992. Étude comparative du développement larvaire dans un peuplement de Ranidés en milieux lacustres. Séminaire de fin d'études, Université du Québec à Trois-Rivières. Document inédit.
- Leclair, R. Jr. 1990. Relationships between relative mass of the skeleton, endosteal resorption, habitat and precision of age determination in ranid amphibians. Ann. Sci. Nat., Zool. (Paris) Série 13e, 11, 205-208.
- Leclair, R. et J. Castanet. 1987. A skeletochronological assessment of age and growth in the frog Rana pipiens Schreber (Amphibia, Anura) from southwestern Québec. Copeia 1987 (2), 361-369.
- Leclair, R. Jr., C. Lamontagne et A. Aubin. 1993. Allométrie de la masse du squelette chez des amphibiens anoures. Can. J. Zool. 71, 352-357.
- Licht, L. E. 1985. Food and feeding behavior of sympatric behavior of sympatric red-legged frogs, Rana aurora, and spotted frogs, Rana

pretiosa, in southwestern British Columbia (Canada). Can. Field-Nat. 100(1), 22-31.

MacArthur, R. H. et E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. 203 pp.

Magnan, P. 1988. Interactions between Brook Charr, Salvelinus fontinalis and non-salmonid species: ecological shift, morphological shift and their impact on zooplankton communities. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45, 999-1009.

Malhotra, A. et R. S. Thorpe. 1991. Microgeographic variation in Anolis oculatus, on the island of Dominica, West Indies. J. evol. Biol. 4, 321-335.

Martof, B. S. 1953. Territoriality in the green frog, Rana clamitans. Evolution 7, 435-448.

Martof, B. et R. L. Humphries. 1959. Geographic variation in the wood frog Rana sylvatica. Amer. Midl. Natur. 61, 350-389.

McNab, B. K. 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. Ecology 52(5), 845.

McPhail, J. D. 1977. Inherited interpopulation differences in size at first reproduction in threespine stickleback, Gasterosteus aculeatus L. Heredity 38, 53-60.

- Moyle, P. B. et J. J. Jr. Cech. 1982. Fishes: an introduction to ichthyology. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- Neveu, A. 1991. Structures démographiques de populations adultes de Grenouilles Vertes du complexe Esculenta. Bull. Fr. Pêche Piscic. 321, 55-71.
- Neveu, A. 1992. Apport de l'ostéochronologie à l'étude de la dynamique des populations de Grenouilles Vertes du complexe Esculenta. In: Tissus durs et âge individuel des vertébrés, J.-L. Bagliniere, J. Castanet, F. Conand et F. J. Meunier éditeurs, Paris. pp. 395-407.
- Paton, D., A. Juarranz, E. Sequeros, R. Perez-Campo, M. Lopez-Torres et G. Barja de Quiroga. 1991. Seasonal age and sex structure of Rana perezi assessed by skeletochronology. J. Herpetol. 25(4), 389-394.
- Pianka, E. R. 1970. On "r" and "K" selection. Amer. Nat. 104, 592-597.
- Ralin, D. B. 1968. Ecological and reproductive differentiation in the cryptic species of the Hyla versicolor complex (Hylidae). Southwest. Nat. 13, 283-299.
- Regnier, V. 1983. Étude écologique des populations de grenouilles du complexe Rana esculenta L. en pays de Vilaine (Bretagne). Thèse de doctorat 3e cycle, Université de Renne 1.

- Repa, P. 1977. Biometrische analyse der Grünfrösche aus dem Cesky les Gebirge und der tachovka brazda senke (südwestböhmen). Vest. cs. Spolec. zool., 61, 121-134.
- Reznick, D N. 1982. The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies: the genetic components of observed life history differences. *Evolution* 36, 1236-1250.
- Reznick, D. N. 1990. Plasticity in age and size at maturity in male guppies (Poecilia reticulata): an experimental evaluation of alternative models of development. J. Evol. Biol. 3, 185-203.
- Reznick, D. A., H., Bryga, et J. A. Endler. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. Nature (Lond.), 346, 357-359.
- Ritke, M. E., J. G. Babb et M. K. Ritke. 1991. Annual growth rates of adult Gray Treefrogs (Hyla chrysoscelis). J. Herpetol. 25(3), 382-385.
- Ruibal, R. 1957. An altitudinal and latitudinal cline in Rana pipiens. Copeia 1957(3), 212-221.
- Ryser, J. 1988. Determination of growth and maturation in the common frog, Rana temporaria, by skeletochronology. J. Zool. (London) 216, 673-685.
- Ryser, J. Comparative life histories of a low- and a high-elevation population of the common frog Rana temporaria. Manuscrit inédit.

- Saint-Girons, H., J. Castanet, S. D. Bradshaw et J. P. Baron. 1989. Démographie comparée de deux populations françaises de Lacerta viridis (Laurenti, 1768). Rev. Ecol. (Terre Vie), 44, 361-385.
- Schoener, T. W. 1970. Size patterns in west Indian Anolis Lizards. II. Correlations with the sizes of particular sympatric species-displacement and convergence. Am. Nat. 104(936), 155-174.
- Schroeder, E. E. et T. S. Baskett. 1968. Age estimation, growth rates and population structure in Missouri bullfrogs. Copeia 1968 (3), 583-592.
- Schueler, F. W. 1975. Geographic variation in the size of Rana septentrionalis in Québec, Ontario, and Manitoba. J. Herpetol. 9(2), 177-185.
- Schueler, F. W. 1982. Geographic variation in skin pigmentation and dermal glands in the northern Leopard Frog, Rana pipiens. Publications in Zoology, National Museum of Natural Sciences no 16, 80 pp.
- Schulter, D., T. D. Price et P. R. Grant. 1985. Ecological character displacement in Darwin's Finches. Science 227, 1056-1059.
- Senning, W. C. 1940. A study of age determination and growth of Necturus maculosus, based on the parasphenoid bone. Am. J. Anat. 66, 483-494.
- Shine, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia. Copeia 1979(2), 297-306.

- Smirina, E. M. 1972. Annual layers in bones of Rana temporaria. Zool. Zh. 51, 1529-1534.
- Smirina, E. M. 1983. Age determination and retrospective body size evaluation in the live common toads, Bufo bufo. Zool. Zh. 62, 437-444.
- Smith, D. C. 1990. Population structure and competition among kin in the Chorus Frog (Pseudacris triseriata). Evolution 44(6), 1529-1541.
- Stearns, S. C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8, 145-171.
- Stearns, S. C. et J. C. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. Evolution 40(5), 893-914.
- Stewart, M. M. et P. Sandison. 1972. Comparative food habits of sympatric Mink Frogs, Bullfrogs and Green Frogs. J. Herp. 6, 241-244.
- Strong, D. R., Jr. 1972. Life history variation among populations of an amphipod (Hyalella azteca). Ecology 53, 1103-1111.
- Tesch, F. W. 1968 Age and Growth. In: IBP Handbook no 3. Methods for assessment of fish production in fresh waters. W. E. Ricker (ed). Blackwell, Oxford and Edingburgh.

- Tesch, F. W. 1971. Age and growth. In Ricker W. E. (ed.). Methods for assessment of fish production in fresh waters. IBP Handbook no 3. Blackwell, Oxford. Pp. 98-130.
- Toft, C. A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. Oecologia, 45, 131-141.
- Wasserug, R. J. 1980. Internal oral features of larvae from eight anuran families: functional systematic, evolutionary and ecological considerations. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 68, 1-146.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. Ann. Sci. 65, 590-597.
- Wilson, C. V. 1971. Le climat du Québec (1ère partie): Atlas climatique. Serv. météorologique du Canada, Études climatiques II: 10 pages, 44 figures.

Tableau 1

Provenance et effectifs des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs)

Lac	Condition	Date	Nombre d'individus				Total
			femelles		mâles		
			adultes	juvéniles	adultes	juvéniles	
Louvelot	Allopatrie	30/5 - 1/6/1990	24	10	27	16	77
		8/6/1991	7	-	4	-	11
Total Ashuapmushuan			31	10	31	16	88
Chamberlain	Sympatrie	9 - 13/7/1990	2	3	5	4	14
Lafond	Sympatrie	8/7/1991	9	-	7	-	16
Montour	Sympatrie	9 - 13/7/1990	9	-	3	1	13
Mastigou	Sympatrie	29/5 - 2/6/1991	11	1	5	1	18
	Sympatrie	1 - 7/7/1991	11	-	3	-	14
Smith	Allopatrie	9 - 13/7/1990	16	2	7	-	25
	Allopatrie	29/5 - 2/6/1991	10	-	8	-	18
	Allopatrie	1 - 7/7/1991	3	-	1	-	4
Total Mastigouche			71	6	39	6	122
Total			102	16	70	22	210

Tableau 2

Longueur museau-cloaque (LMC) moyenne mesurée chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs); F = femelles; M = mâles

Lac	Sexe	Effectif	LMC (mm)		
			moyenne	é.-t.	étendue
Louvelot	F	41	62,9	9,7	42,0 - 74,5
	M	47	56,4	7,9	42,0 - 67,0
Chamberlain	F	5	41,9	15,9	29,0 - 65,0
	M	9	40,5	8,3	31,0 - 49,5
Lafond	F	8	62,8	7,4	53,0 - 76,0
	M	6	53,7	4,1	49,5 - 59,5
Montour	F	9	58,7	6,1	49,0 - 68,0
	M	4	50,1	5,3	42,5 - 54,5
Mastigou	F	23	57,4	7,5	42,5 - 69,5
	M	9	51,5	5,2	43,5 - 60,5
Smith	F	31	56,6	7,3	38,0 - 69,5
	M	16	53,9	4,2	45,5 - 61,5
Total Mastigouche	F	77	56,8	8,9	29,5 - 76,0
	M	45	50,4	7,4	31,0 - 61,5

Tableau 3

Nombre d'ostéocytes par millimètre carré visibles dans l'os périostique sur des coupes de phalanges des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs); F = femelles; M = mâles

Lac	Groupe	Effectif	Nombre d'ostéocytes (/mm ²)		
			moyenne	é.-t.	étendue
Louvelot	F	40	8,9	2,2	5 - 15
	M	47	8,9	2,4	4 - 14
Chamberlain	F	5	9,0	2,3	5 - 11
	M	9	9,4	2,4	6 - 13
Lafond	F	8	7,2	2,6	4 - 12
	M	6	8,2	1,9	5 - 10
Montour	F	9	9,8	2,0	8 - 13
	M	4	10,5	5,0	8 - 18
Mastigou	F	23	9,3	2,6	6 - 15
	M	9	8,0	1,6	6 - 10
Smith	F	31	9,2	2,3	6 - 15
	M	16	9,8	1,8	6 - 12

Tableau 4

Age moyen des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs)

Lac	Groupe	Effectif	Age (ans)	
			Valeur moyenne	é.-t.
Louvelot	F	41	2,1	0,8
	M	47	1,8	0,7
Smith	F	31	1,4	0,8
	M	16	1,4	0,5
Mastigou	F	23	1,8	1,0
	M	9	1,4	0,5
Chamberlain, Lafond et Montour	F	23	1,6	1,0
	M	20	0,9	0,6
Total Mastigouche	F	77	1,6	0,9
	M	45	1,2	0,6

Tableau 5

Résumé de l'analyse de covariance comparant les droites d'estimation de la relation de la longueur museau-cloaque en fonction du périmètre externe de la phalange chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche

Groupes comparés	Degré de signification ¹	Conclusion
Femelles rés. Ashuapmushuan 1990 - 1991	NS	Groupes fusionnés
Mâles rés. Ashuapmushuan 1990 - 1991	NS	Groupes fusionnés
Femelles - mâles rés. Ashuapmushuan	**	Groupes séparés ²
Femelles lac Mastigou printemps - été 1991	NS	Groupes fusionnés
Mâles lac Mastigou printemps - été 1991	NS	Groupes fusionnés
Femelles - mâles lac Mastigou	*	Groupes séparés ²
Femelles lac Smith 1990 - 1991	NS	Groupes fusionnés
Mâles lac Smith 1990 - 1991	NS	Groupes fusionnés
Femelles - mâles lac Smith	NS	Groupes séparés ²
Femelles des différents lacs de la rés. Mastigouche	NS	Groupes fusionnés
Mâles des différents lacs de la rés. Mastigouche	NS	Groupes fusionnés
Femelles - mâles rés. Mastigouche	NS	Groupes séparés ²

¹ : degré de signification de la valeur de F; NS : non significatif; * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$

² : indépendamment du résultat de l'analyse, ces groupes ont été maintenus séparés (voir texte)

Tableau 6

Paramètres des droites d'estimation de la longueur museau-cloaque (mm) en fonction du périmètre externe de la phalange (mm) chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche

Groupe	n	Pente	Ordonnée à l'origine	r	p
Femelles Ashuapmushuan	41	40,109	-8,123	0,9542	< 0,001
Mâles Ashuapmushuan	47	36,507	-3,945	0,9100	< 0,001
Femelles Mastigouche	77	41,032	-6,960	0,9166	< 0,001
Mâles Mastigouche	45	32,504	3,183	0,9105	< 0,001

Tableau 7

Longueurs museau-cloaque (LMC) rétrocalculées des Grenouilles du Nord capturées dans la réserve Ashuapmushuan

Année de capture	Sexe	1 an			2 ans			3 ans		
		LMC (mm)	é.-t. (mm)	n	LMC (mm)	é.-t. (mm)	n	LMC (mm)	é.-t. (mm)	n
1990	Femelles	48,8	5,4	34	66,0	3,9	24	70,4	3,1	13
	Mâles	46,7	3,7	43	61,2	3,3	27	63,1	3,2	6
1991	Femelles	49,3	4,7	7	66,4	4,0	7	-	-	-
	Mâles	45,2	7,6	4	56,7	2,0	4	-	-	-
Total	Femelles	48,9	5,2	41	66,1	3,9	31	70,4	3,1	13
	Mâles	46,5	4,0	47	60,6	3,5	31	63,1	3,2	6
Dimorphisme sexuel moyen		1,05			1,09			1,12		

Tableau 8

Comparaison des longueurs museau-cloaque (LMC; mm) rétrocalculées à 1 ans des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs)

Lac	Sexe	Cohorte												ANOVA	
		1987			1988			1989			1990			F	p
		LMC	é.-t.	n	LMC	é.-t.	n	LMC	é.-t.	n	LMC	é.-t.	n		
Louvelot	F	51,4	5,8	13	46,8	5,5	11	48,2	3,9	17	-	-	-	2 765	$\geq 0,05$
	M	46,9	5,6	6	47,0	4,0	21	45,9	3,7	20	-	-	-	0,372	$\geq 0,05$
Chamberlain, Lafond et Montoui	F	48,3	-	1 ¹	42,0	7,8	7	42,3	5,5	9	37,4	1,8	2	0,674	$\geq 0,05$
	M	-	-	-	33,5	-	1 ¹	39,2	2,6	9	43,5	3,7	6	7 160	$< 0,05$
Mastigou	F	42,8	-	1 ¹	46,1	8,3	4	36,8	6,3	5	40,1	3,7	9	3 059	$\geq 0,05$
	M	-	-	-	-	-	-	40,9	3,9	3	43,7	4,1	5	0,954	$\geq 0,05$
Smith	F	47,8	6,7	2	47,0	5,0	4	44,9	6,8	15	46,9	5,8	9	0,310	$\geq 0,05$
	M	-	-	-	47,0	0,14	2	44,5	5,4	9	45,9	2,9	5	0,313	$\geq 0,05$
Total	F	46,7	4,7	4	44,4	7,2	15	42,7	6,8	29	42,9	5,9	20	0,602	$\geq 0,05$
Mastigouche	M	-	-	-	42,5	7,7	3	41,7	4,8	21	44,3	3,5	16	1 548	$\geq 0,05$

¹ : les cohortes ne comptant qu'un seul individu ont été exclues des analyses de covariance

Tableau 9

Longueurs museau-cloaque (LMC; mm) rétrocalculées des Grenouilles du Nord capturées dans la réserve Mastigouche

Provenance et année de capture	Sexe	1 an			2 ans			3 ans			4 ans		
		LMC	é.-t.	n	LMC	é.-t.	n	LMC	é.-t.	n	LMC	é.-t.	n
Chamberlain été 1990	F	40,9	10,5	2	55,2	12,3	2	-	-	-	-	-	-
	M	39,4	3,0	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lafond été 1991	F	40,2	4,4	8	59,1	2,5	7	67,8	6,1	2	72,0	5,7	2
	M	42,7	4,0	7	55,0	-	1	-	-	-	-	-	-
Montour été 1990	F	43,8	7,0	9	58,8	4,8	5	-	-	-	-	-	-
	M	37,8	3,7	4	52,1	-	1	-	-	-	-	-	-
Total	F	42,0	6,2	19	58,4	4,8	14	67,8	6,1	2	72,0	5,7	2
	M	40,5	4,0	16	53,5	2,0	2	-	-	-	-	-	-
Mastigou printemps et été 1991	F	40,7	6,1	19	58,5	4,8	13	64,8	4,3	6	66,0	-	1
	M	42,7	4,0	8	52,5	3,1	4	-	-	-	-	-	-
Total lacs sympatriques	F	41,3	6,1	38	58,4	4,7	27	65,5	4,6	8	70,0	5,3	3
	M	41,2	4,1	24	52,8	2,6	6	-	-	-	-	-	-
Smith été 1990	F	44,9	6,3	17	57,9	2,9	4	65,3	0,1	2			
	M	45,9	3,3	7	56,1	2,6	2						
printemps et été 1991	F	47,4	5,8	13	61,4	2,4	4	65,5	0,7	2	-	-	-
	M	44,7	5,1	9	54,1	5	4	-	-	-	-	-	-
Total lac allopatrique (Smith)	F	46,0	6,1	30	59,6	3,1	8	65,4	0,4	4	-	-	-
	M	45,3	4,3	16	54,8	4,2	6	-	-	-	-	-	-
Total réserve Mastigouche	F	43,4	6,5	68	58,7	4,4	35	65,5	3,6	12	70,0	5,3	3
	M	42,8	4,6	40	53,8	3,5	12	-	-	-	-	-	-
Dimorphisme sexuel moyen		1,01			1,09								

Tableau 10

Valeurs moyennes de la largeur, la hauteur et la longueur du museau, ainsi que du rapport hauteur/longueur (h/lo) du museau chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990

Groupe	n	Paramètre du museau	Valeur (mm)		
			moyenne	é.-t.	étendue
Juvéniles Ashuapmushuan	23	Largeur	14,75	0,85	13,09 - 16,13
		Hauteur	2,95	0,27	2,37 - 3,41
		Longueur	2,86	0,21	2,54 - 3,24
		Rapport h/lo	1,03	0,07	0,91 - 1,14
Femelles Ashuapmushuan	24	Largeur	21,02	1,54	16,97 - 23,23
		Hauteur	3,97	0,37	3,38 - 4,74
		Longueur	3,85	0,31	3,06 - 4,35
		Rapport h/lo	1,03	0,05	0,93 - 1,11
Mâles Ashuapmushuan	29	Largeur	20,14	1,49	15,70 - 23,36
		Hauteur	3,76	0,33	2,88 - 4,33
		Longueur	3,54	0,32	2,72 - 4,01
		Rapport h/lo	1,06	0,05	0,99 - 1,21
Juvéniles Mastigouche	9	Largeur	10,97	1,40	9,00 - 14,18
		Hauteur	2,41	0,34	2,05 - 3,18
		Longueur	2,28	0,32	1,83 - 2,95
		Rapport h/lo	1,06	0,06	0,96 - 1,14
Femelles Mastigouche	33	Largeur	17,88	1,81	12,81 - 21,31
		Hauteur	3,50	0,40	2,60 - 4,19
		Longueur	3,24	0,33	2,29 - 3,91
		Rapport h/lo	1,08	0,06	0,97 - 1,20
Mâles Mastigouche	22	Largeur	17,51	1,64	14,96 - 20,74
		Hauteur	3,31	0,29	2,81 - 4,08
		Longueur	3,12	0,42	2,40 - 4,06
		Rapport h/lo	1,07	0,11	0,94 - 1,36

Tableau 11

Paramètres des droites d'estimation de la largeur, la hauteur, la longueur et du rapport hauteur/longueur (h/lo) du museau en fonction de la longueur museau-cloaque chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990

Groupe	n	Relation	Pente	Ordonnée		
				à l'origine	r	p
Juvéniles Ashuapmushuan	23	Largeur - LMC	0,334	-0,418	0,937	< 0,001
		Hauteur - LMC	0,062	0,101	0,649	< 0,001
		Longueur - LMC	0,036	1 210	0,493	< 0,05
		Rapport h/lo - LMC	0,009	0,627	0,356	≥ 0,05
Femelles Ashuapmushuan	24	Largeur - LMC	0,282	2 449	0,932	< 0,001
		Hauteur - LMC	0,063	-0,213	0,771	< 0,001
		Longueur - LMC	0,048	0,684	0,788	< 0,001
		Rapport h/lo - LMC	0,003	0,800	0,316	≥ 0,05
Mâles Ashuapmushuan	29	Largeur - LMC	0,335	-0,007	0,808	< 0,001
		Hauteur - LMC	0,076	-0,809	0,760	< 0,001
		Longueur - LMC	0,076	-1,076	0,693	< 0,001
		Rapport h/lo - LMC	-0,002	1 206	-0,121	≥ 0,05
Juvéniles Mastigouche	9	Largeur - LMC	0,276	1 812	-0,912	< 0,001
		Hauteur - LMC	0,061	0,381	0,899	< 0,001
		Longueur - LMC	0,049	0,636	0,776	< 0,01
		Rapport h/lo - LMC	0,003	0,952	0,284	≥ 0,05
Femelles Mastigouche	33	Largeur - LMC	0,282	1 891	0,948	< 0,001
		Hauteur - LMC	0,055	0,414	0,793	< 0,001
		Longueur - LMC	0,039	1 043	0,719	< 0,001
		Rapport h/lo - LMC	0,004	0,856	0,335	≥ 0,05
Mâles Mastigouche	22	Largeur - LMC	0,360	-0,866	0,922	< 0,001
		Hauteur - LMC	0,060	0,232	0,866	< 0,001
		Longueur - LMC	0,063	-0,090	0,632	< 0,01
		Rapport h/lo - LMC	-0,001	1 135	-0,050	≥ 0,05

Tableau 12

Résultats de l'analyse de covariance effectuée sur la largeur, la hauteur, la longueur et le rapport hauteur/longueur (h/lo) du museau chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990

Groupes comparés	Paramètres du museau ¹			
	largeur	hauteur	longueur	Rapport h/lo
Juveniles Ashuapmushuan - Mastigouche	NS	NS	NS	*
Mâles Ashuapmushuan - Mastigouche	NS	NS	NS	NS
Femelles Ashuapmushuan - Mastigouche	**	NS	**	***
Mâles - Femelles Ashuapmushuan	***	*	NS	**
Mâles - Femelles Mastigouche	***	NS	NS	NS

¹ : degré de signification de la valeur de F; NS : non significatif; * : p < 0,05; ** : p < 0,01; *** : p < 0,001

Tableau 13

Fréquence pondérale, fréquence d'occurrence et abondance totale des différents types de proies trouvées dans les estomacs de Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan (Ash.; n = 53) et Mastigouche (Mas.; n = 55)

Item	Fréquence				Abondance	
	pondérale		d'occurrence			
	Ash.	Mas.	Ash.	Mas.	Ash.	Mas.
Arachnida	1,5	2,4	62	58	48	58
Coleoptera	5,4	24,1	79	82	122	322
Diptera	2,6	2,8	89	64	4874	166
Ephemeroptera	45,7	1,8	60	18	1361	20
Hemiptera	4,2	2,0	91	44	186	48
Hymenoptera	14,9	9,3	62	58	102	68
Lepidoptera	0,4	4,2	9	22	5	15
Mollusca	0,1	0,6	11	5	4	2
Odonata	7,7	28,3	8	49	7	39
Trichoptera	0,3	4,4	9	47	8	67
Végétation	4,5	4,8	87	69	-	-
Autre	12,7	15,3	-	-	-	-
Total	100,0	100,0			6717	852

Tableau 14

Nombre et poids des oeufs contenus dans la cavité corporelle des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs)

Lac	Effectif	Nombre d'oeufs		Poids total (g)		Poids/oeuf (mg)	
		moyenne	é.-t. ¹	moyenne	é.-t.	moyenne	é.-t.
Louvelot	23	1256	279	0,885	0,401	0,679	0,258
Smith	14	672	290	0,459	0,356	0,619	0,319
Montour	8	666	168	0,383	0,236	0,557	0,236

¹ : é.-t. = écart-type

Tableau 15

Résultats des analyses statistiques effectuées sur les paramètres de fécondité observés chez les Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan (lac Louvelot) et Mastigouche (autres lacs)

Lac	Paramètre	Nombre d'oeufs		Poids total		Poids/oeuf	
		r	p	r	p	r	p
Louvelot	LMC	0,7099	< 0,001	0,8394	< 0,001	0,7306	< 0,001
	Nombre d'oeufs	-	-	0,7457	< 0,001	0,4722	< 0,05
	Poids total	-	-	-	-	0,9269	< 0,001
Smith	LMC	0,8141	< 0,001	0,6958	< 0,01	0,3186	> 0,05
	Nombre d'oeufs	-	-	0,8606	< 0,001	0,4918	> 0,05
	Poids total	-	-	-	-	0,8481	< 0,001
Montour	LMC	0,5115	> 0,05	0,0127	> 0,05	0,2635	> 0,05
	Nombre d'oeufs	-	-	0,6487	> 0,05	0,3544	> 0,05
	Poids total	-	-	-	-	0,9349	< 0,001

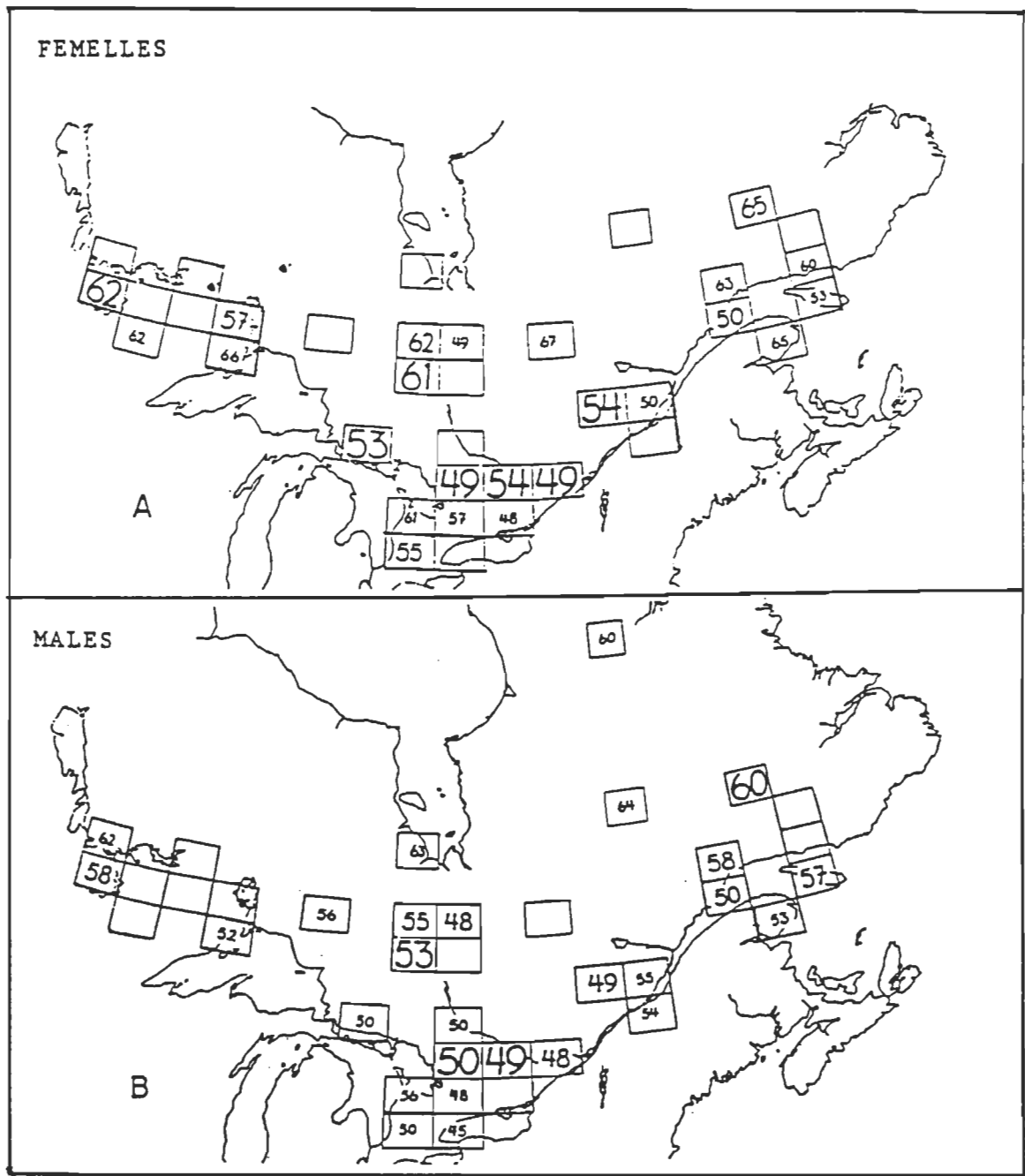


Figure 1. Taille moyenne des Grenouilles du Nord adultes dans différentes localités du Québec et de l'Ontario, selon Schueler (1975); la taille des chiffres correspond à l'importance de l'effectif

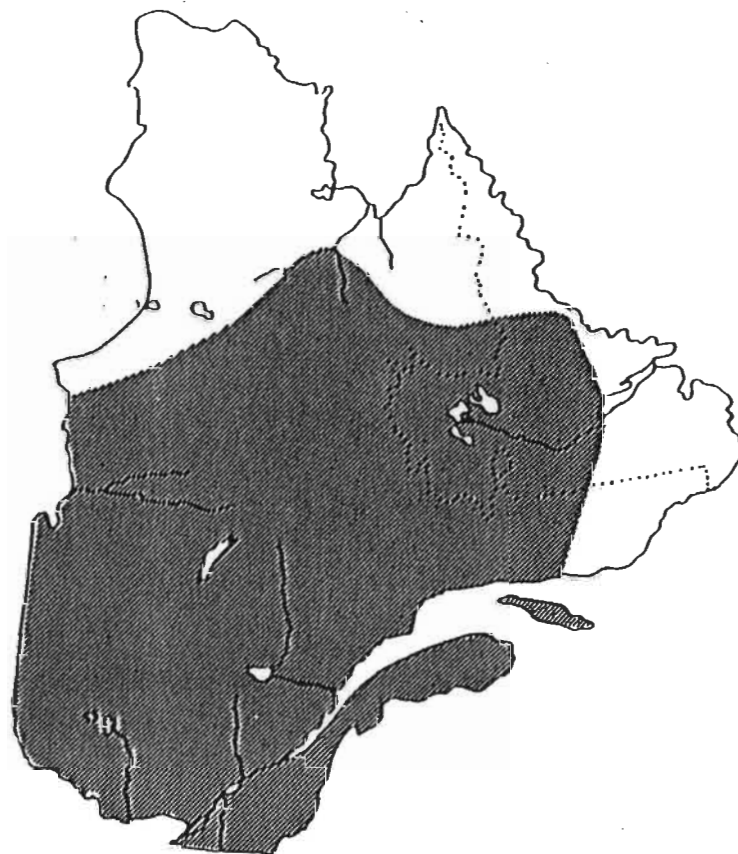
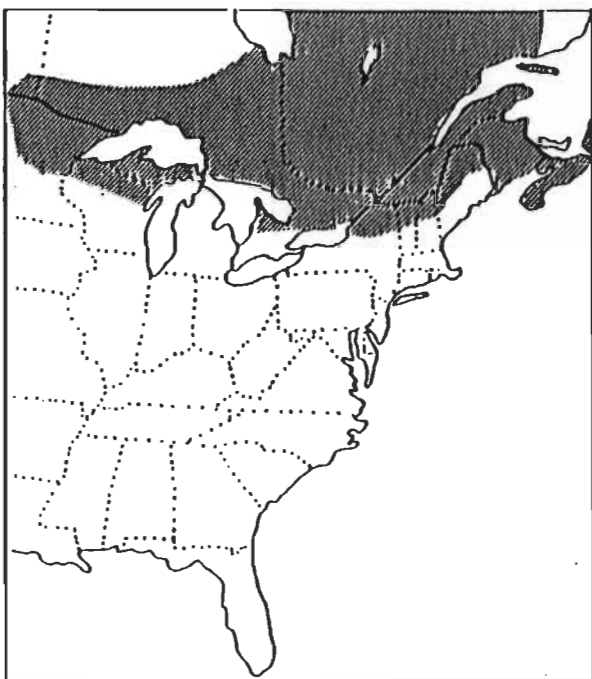


Figure 2. Distribution de la Grenouille du Nord en Amérique du Nord (encadré) et au Québec; tiré de Leclair (1985)

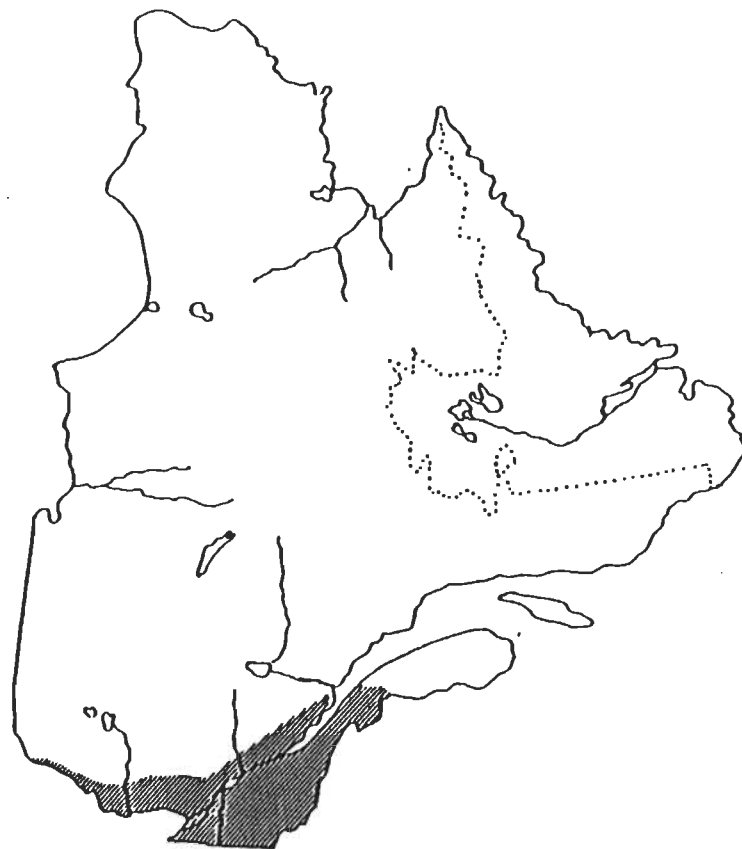
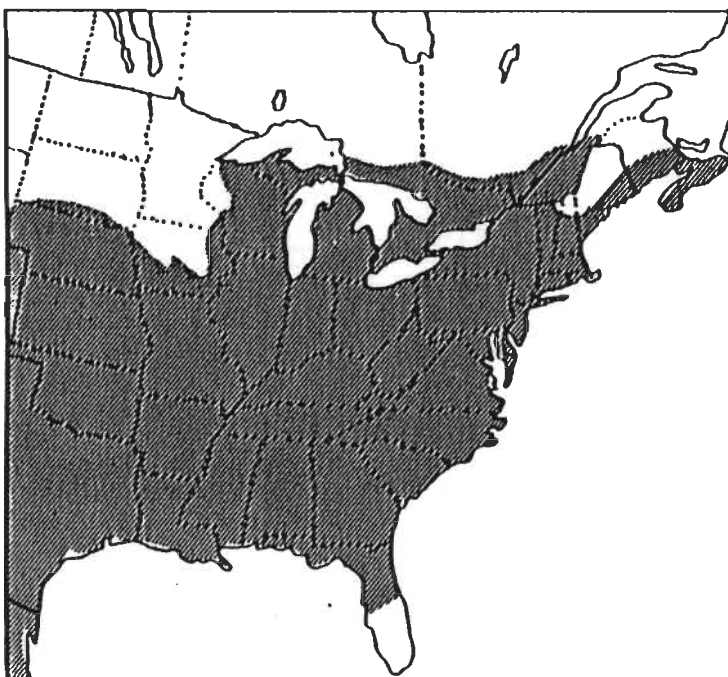


Figure 3. Distribution du Ououaron en Amérique du Nord (encadré) et au Québec; tiré de Leclair (1985)



Figure 4. Localisation des sites d'étude; A : réserve Ashuapmushuan, M : réserve Mastigouche

Réserve Ashuapmushuan

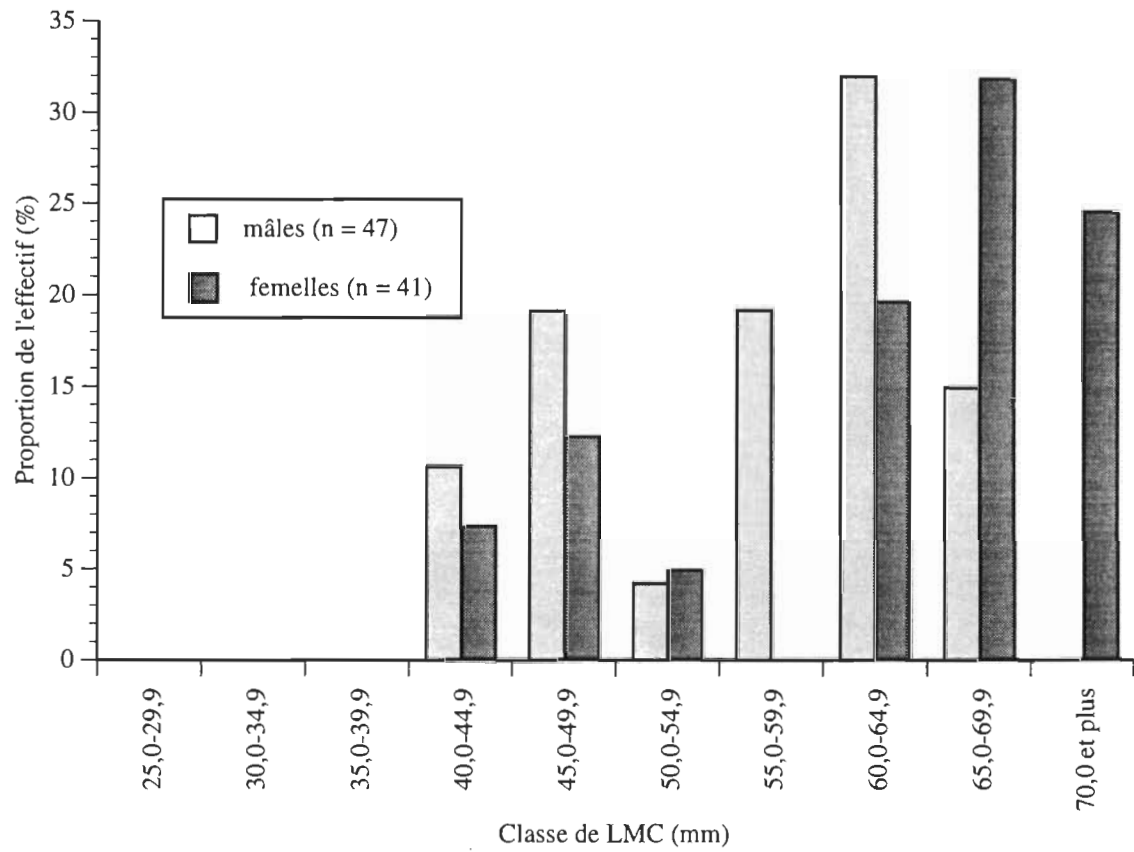


Figure 5. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Ashuapmushuan, étés 1990 et 1991

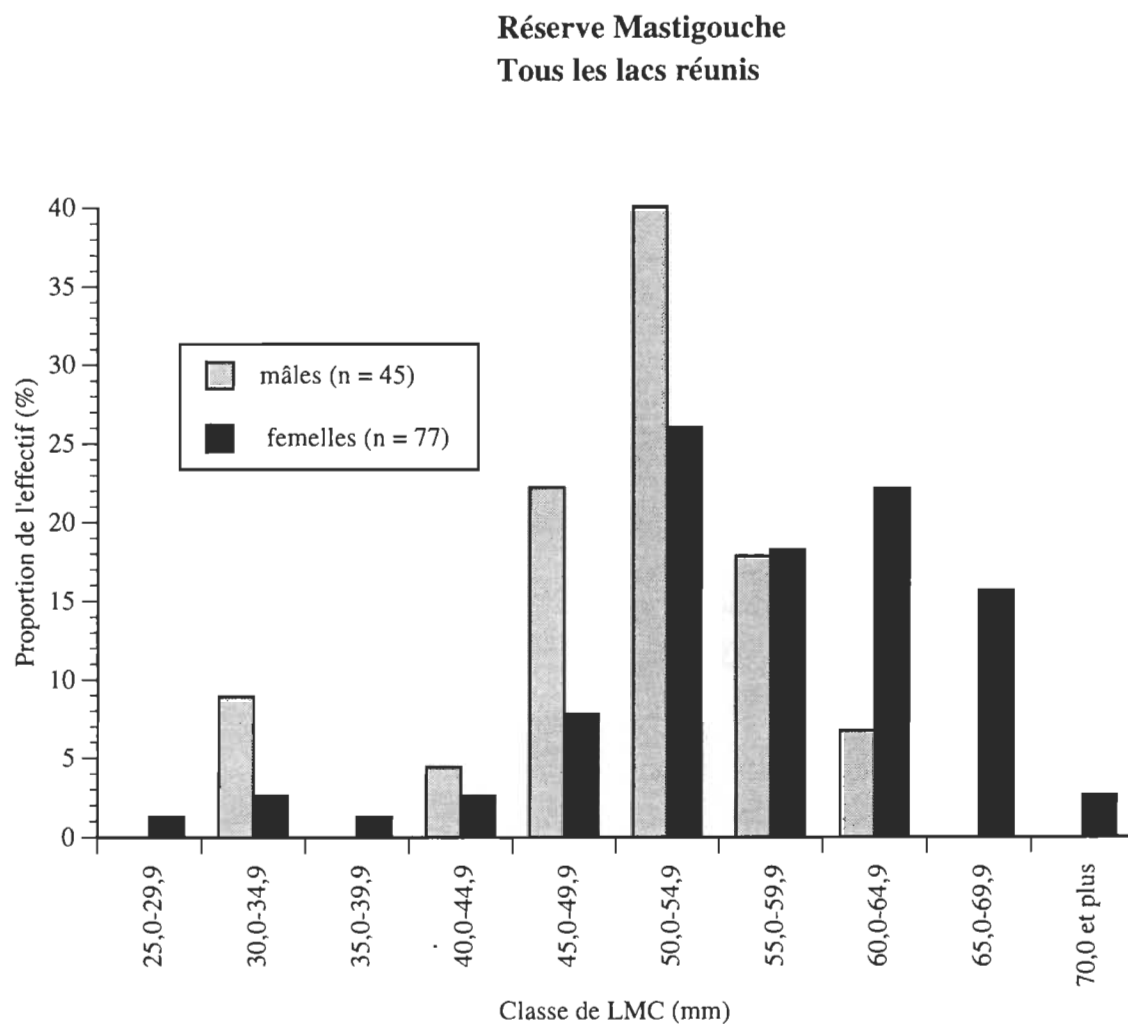


Figure 6. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, étés 1990 et 1991

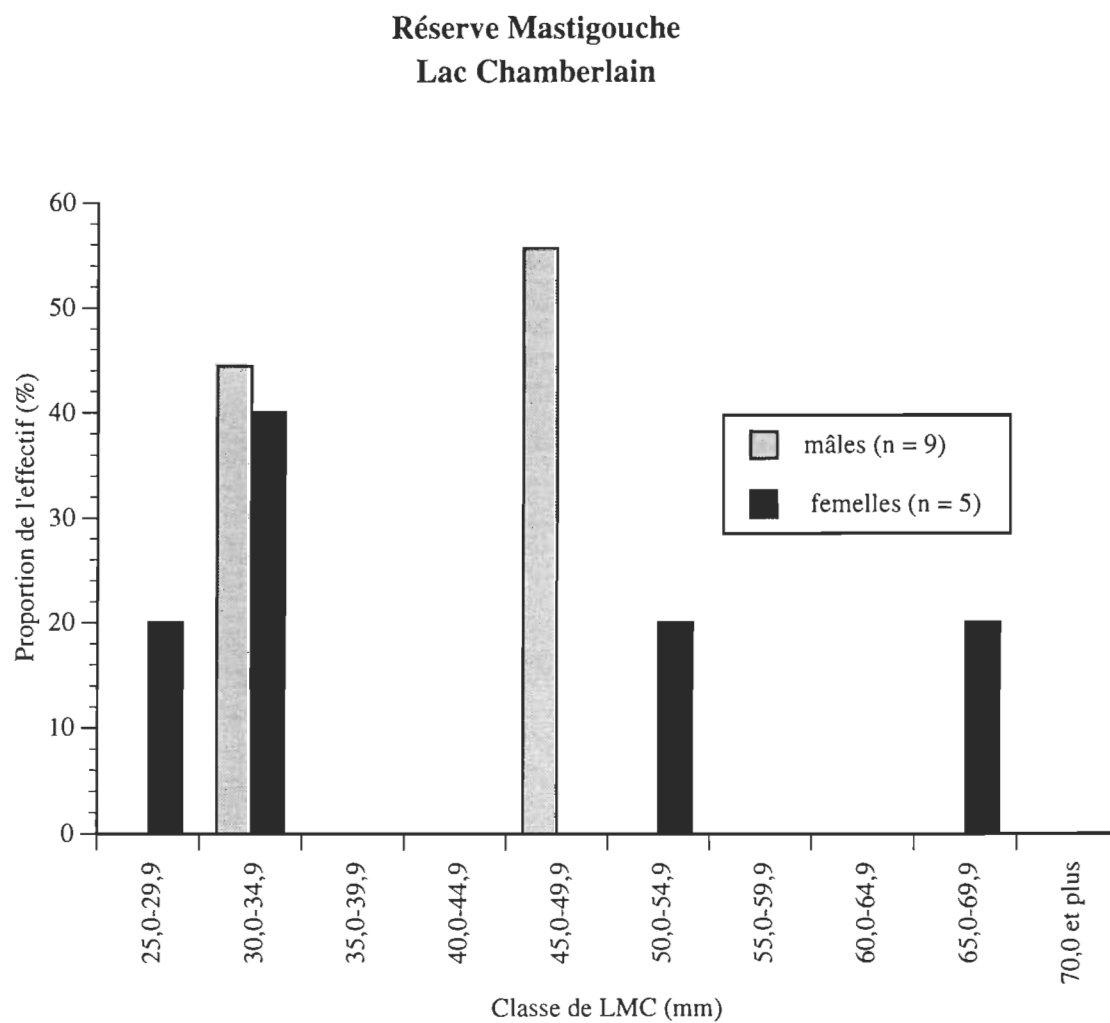


Figure 7. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Chamberlain, été 1990

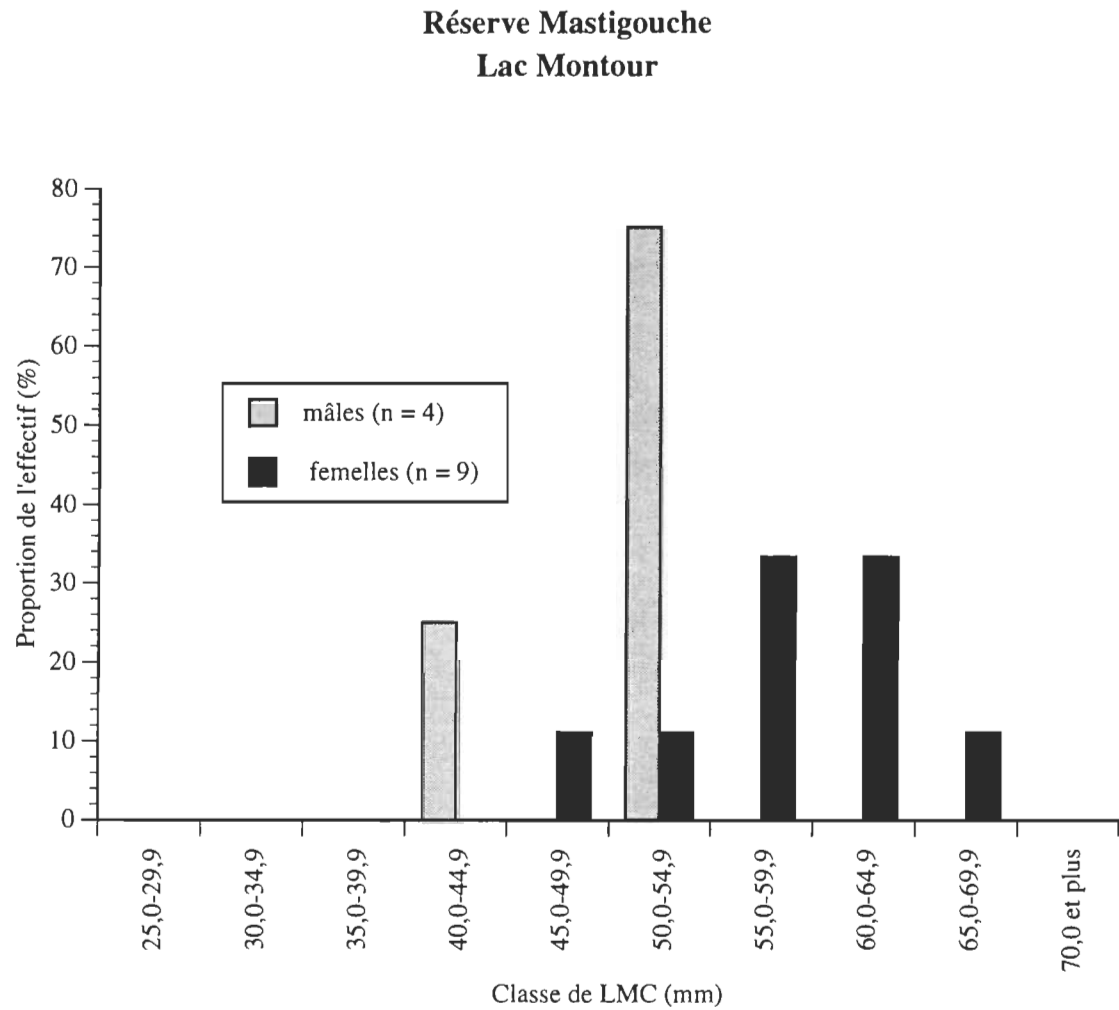


Figure 8. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Montour, été 1990

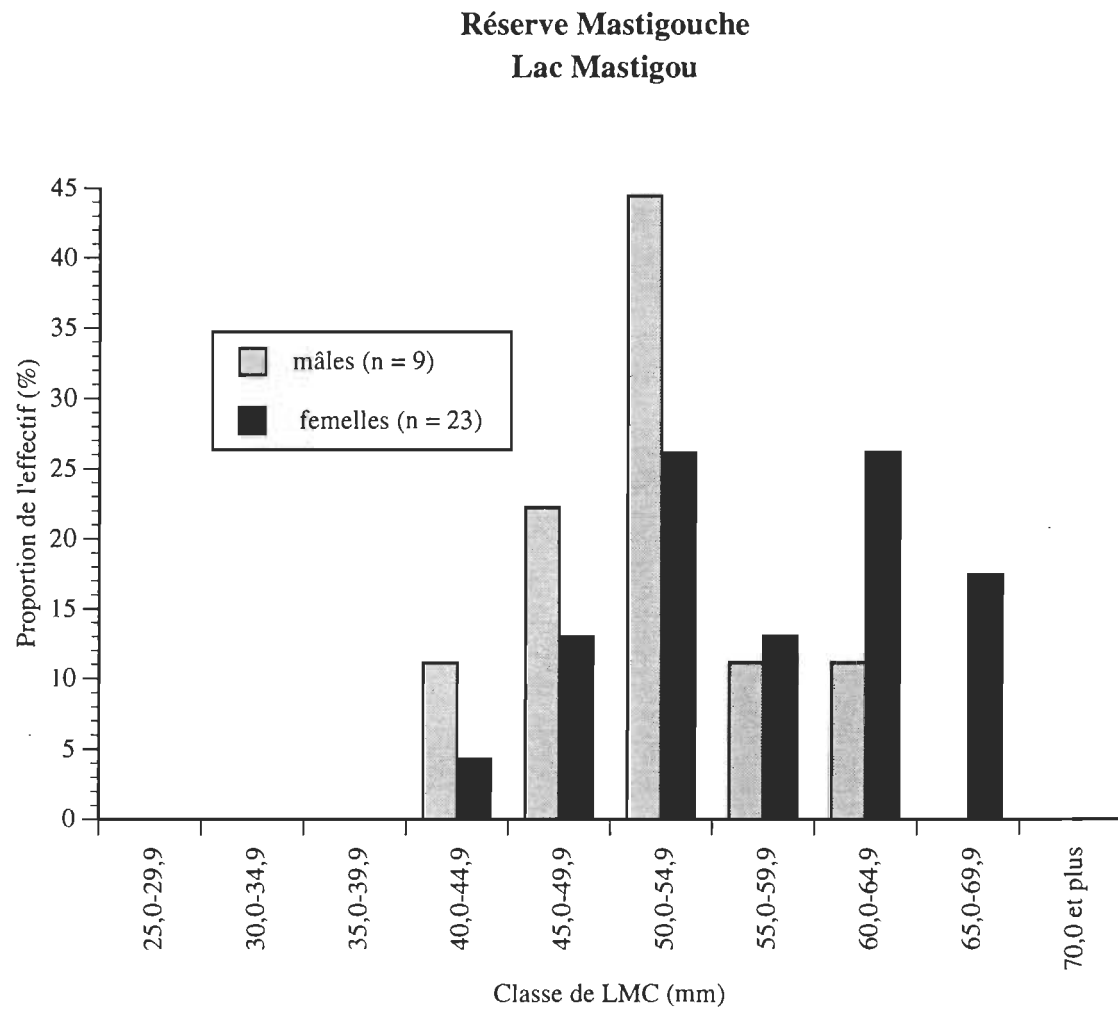


Figure 9. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Mastigou, étés 1990 et 1991

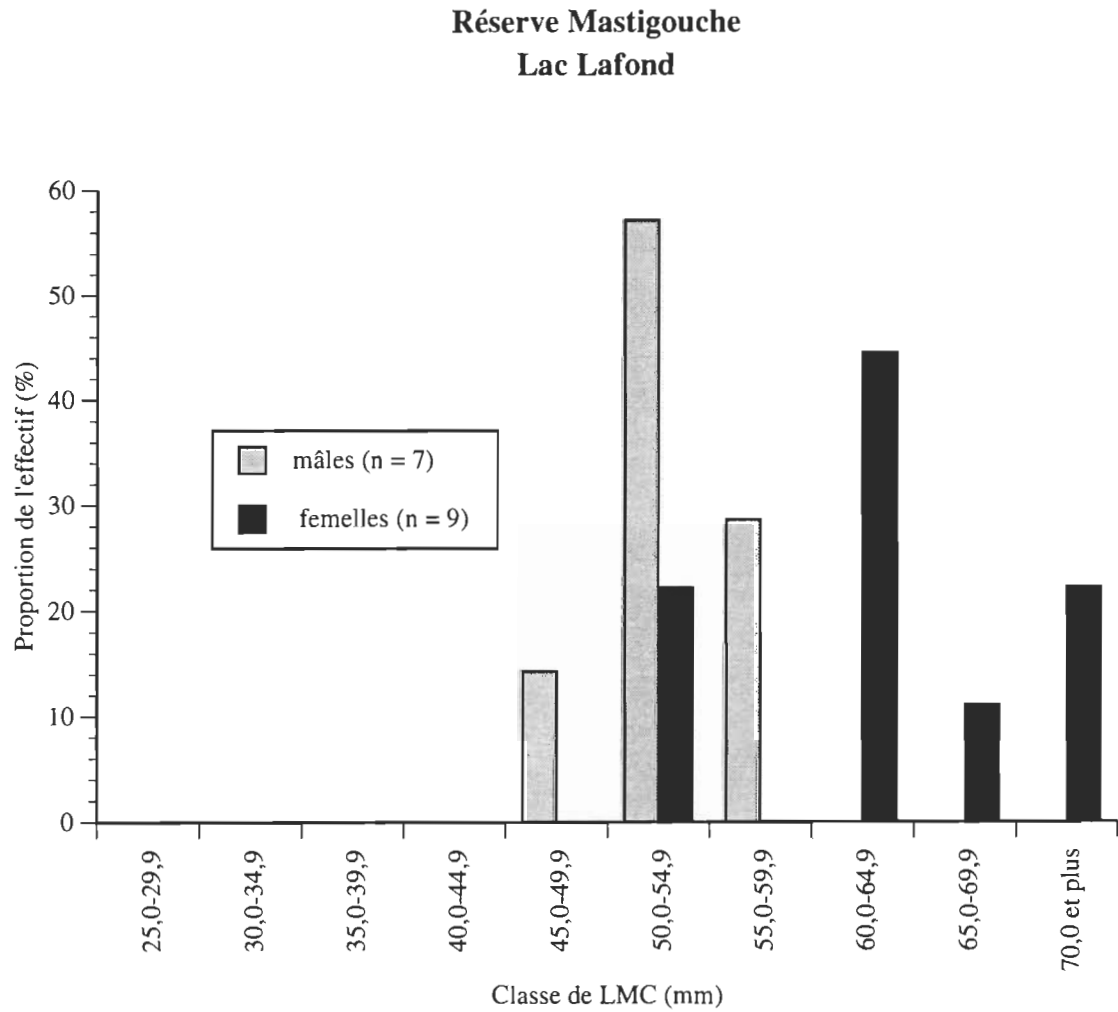


Figure 10. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Lafond, été 1991

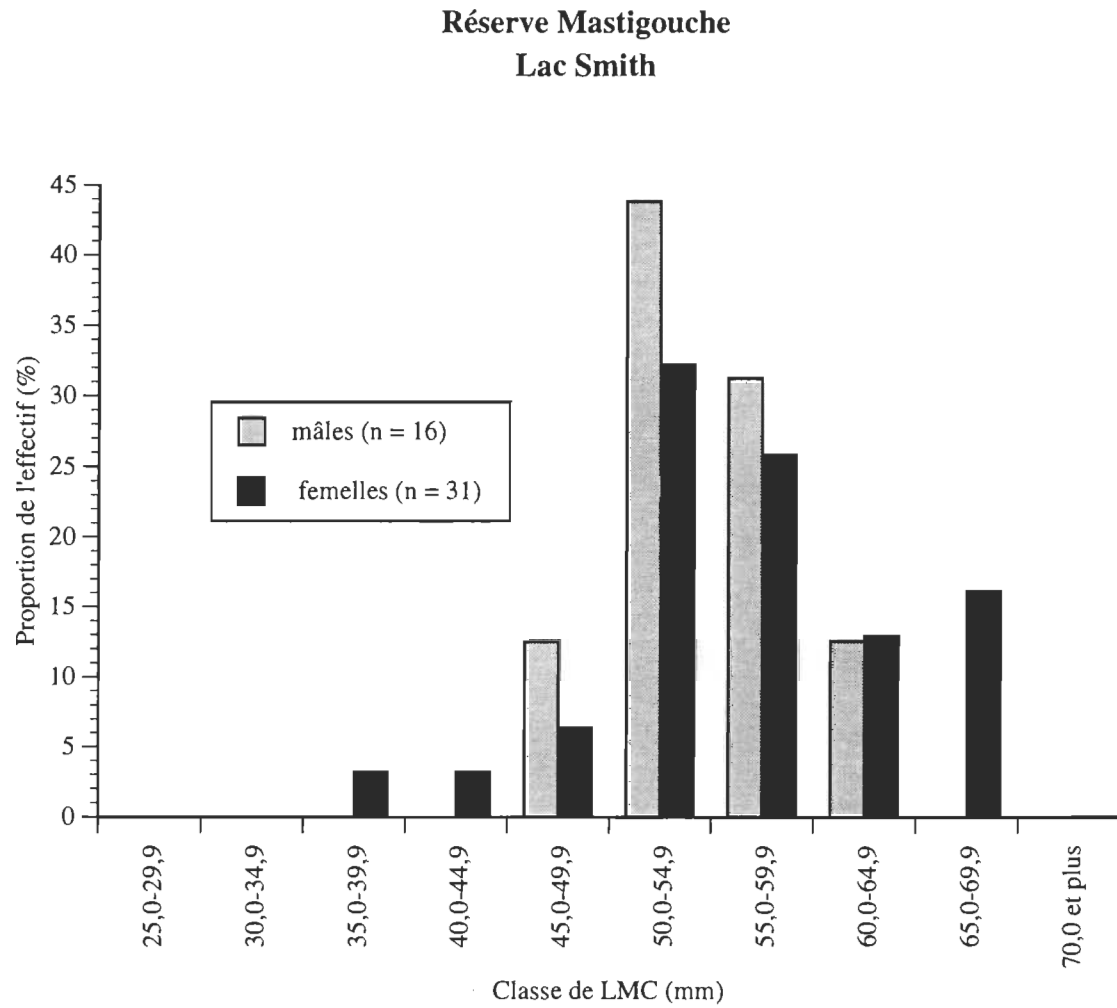


Figure 11. Distribution des longueurs museau-cloaque (LMC) chez les Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Smith, été 1990, printemps et été 1991

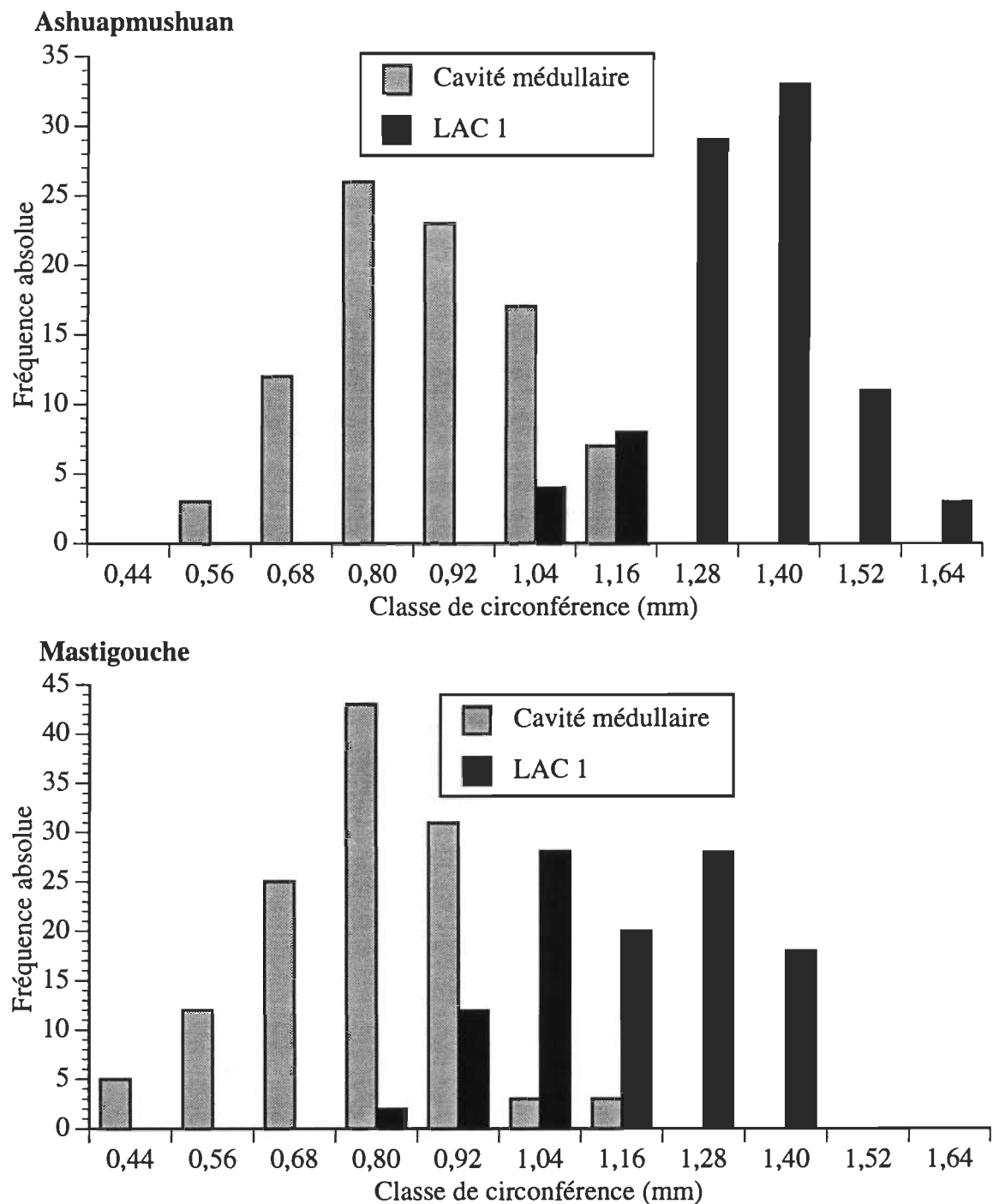


Figure 12. Distribution de fréquence de la circonférence de la cavité médullaire et de la première ligne d'arrêt de croissance observée sur des coupes transversales de phalanges de Grenouilles du Nord provenant des réserves Ashuapmushuan et Mastigouche, 1990 et 1991; la valeur minimale de chaque classe est indiquée

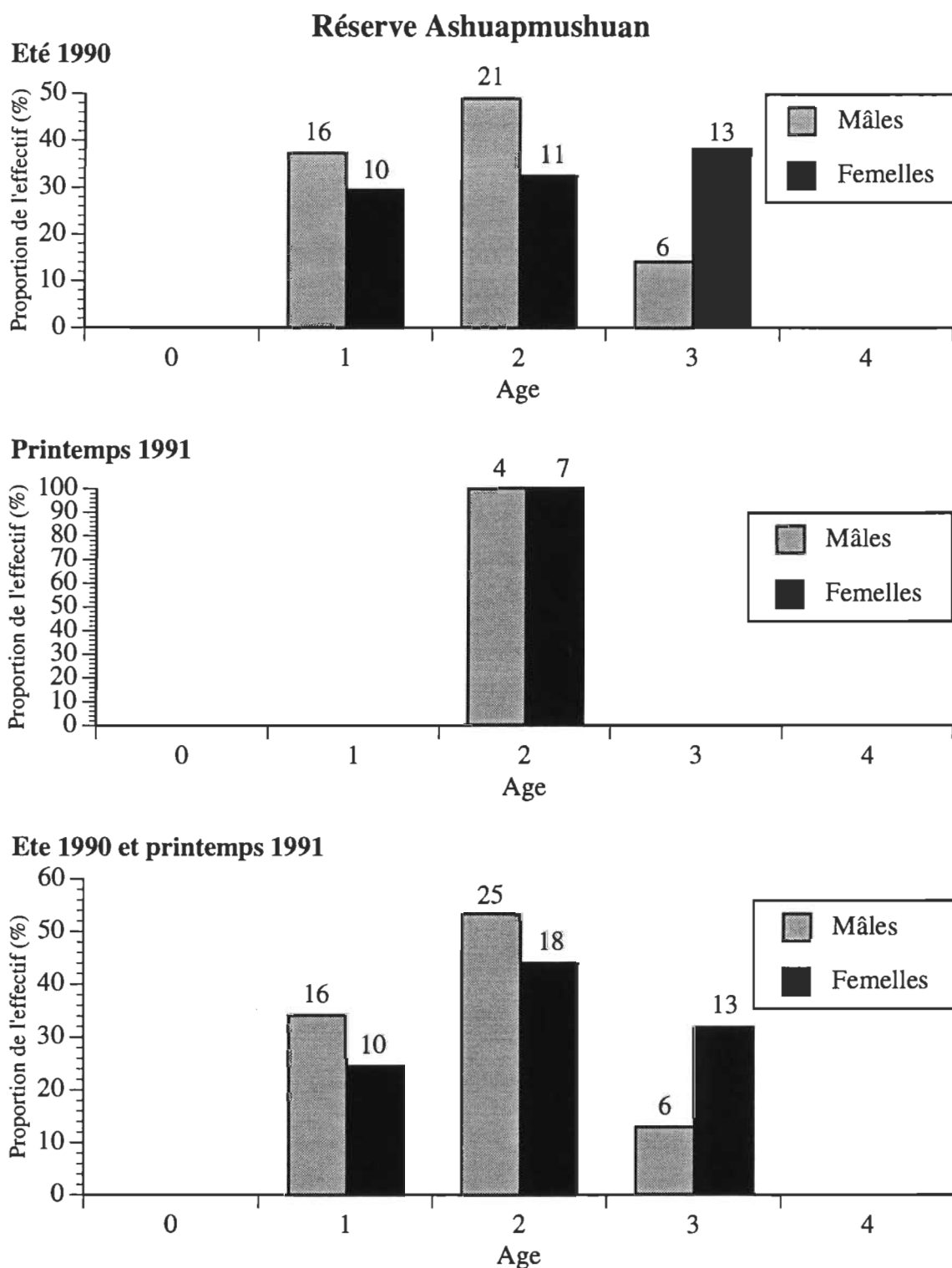


Figure 13. Structure d'âge des Grenouilles du Nord provenant de la réserve Ashuapmushuan, été 1990 et printemps 1991; le nombre absolu de spécimens est illustré au-dessus des colonnes

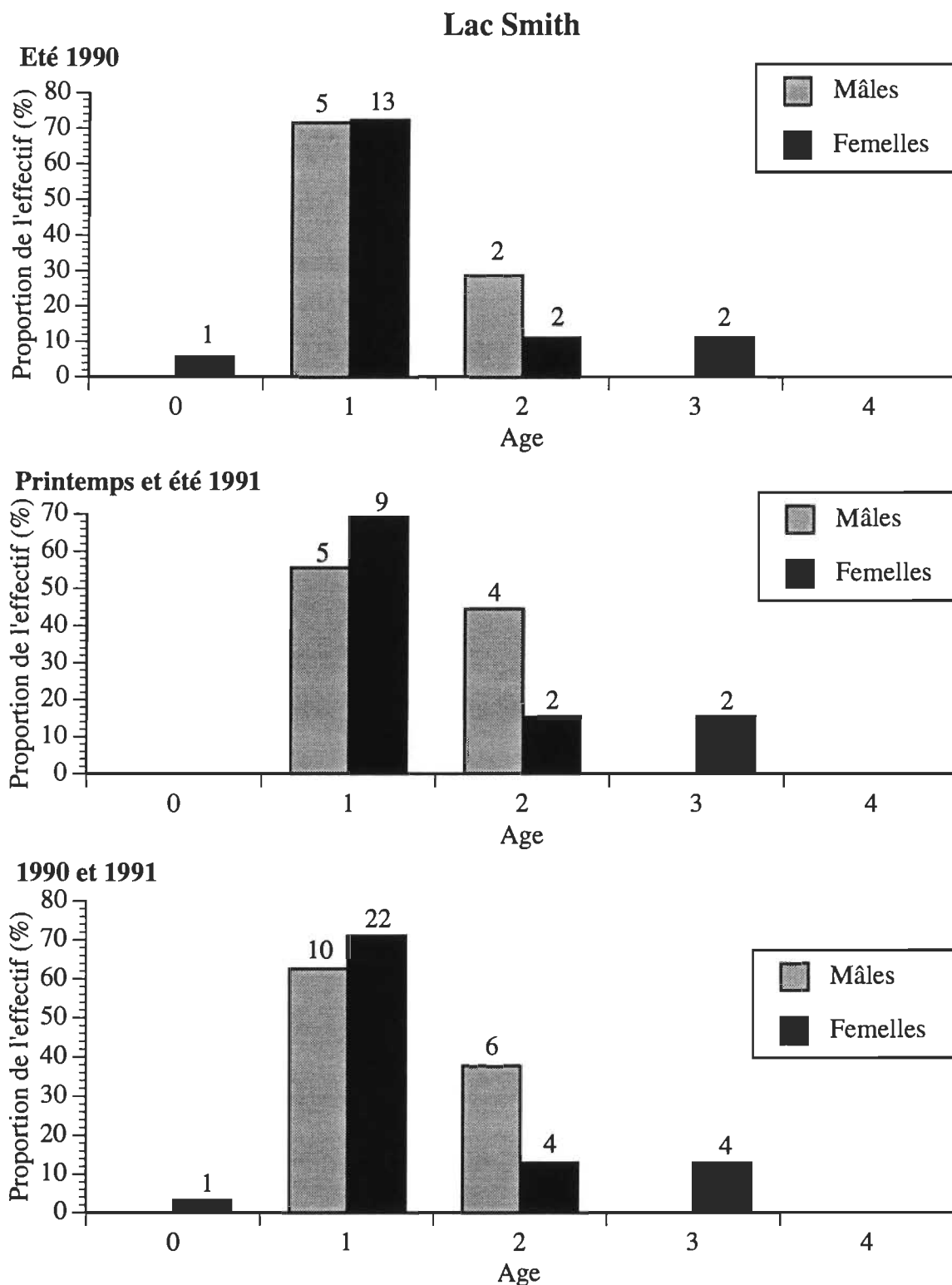


Figure 14. Structure d'âge des Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Smith, été 1990, printemps et été 1991; le nombre absolu de spécimens est illustré au-dessus des colonnes

Lac Mastigou

Printemps et été 1991

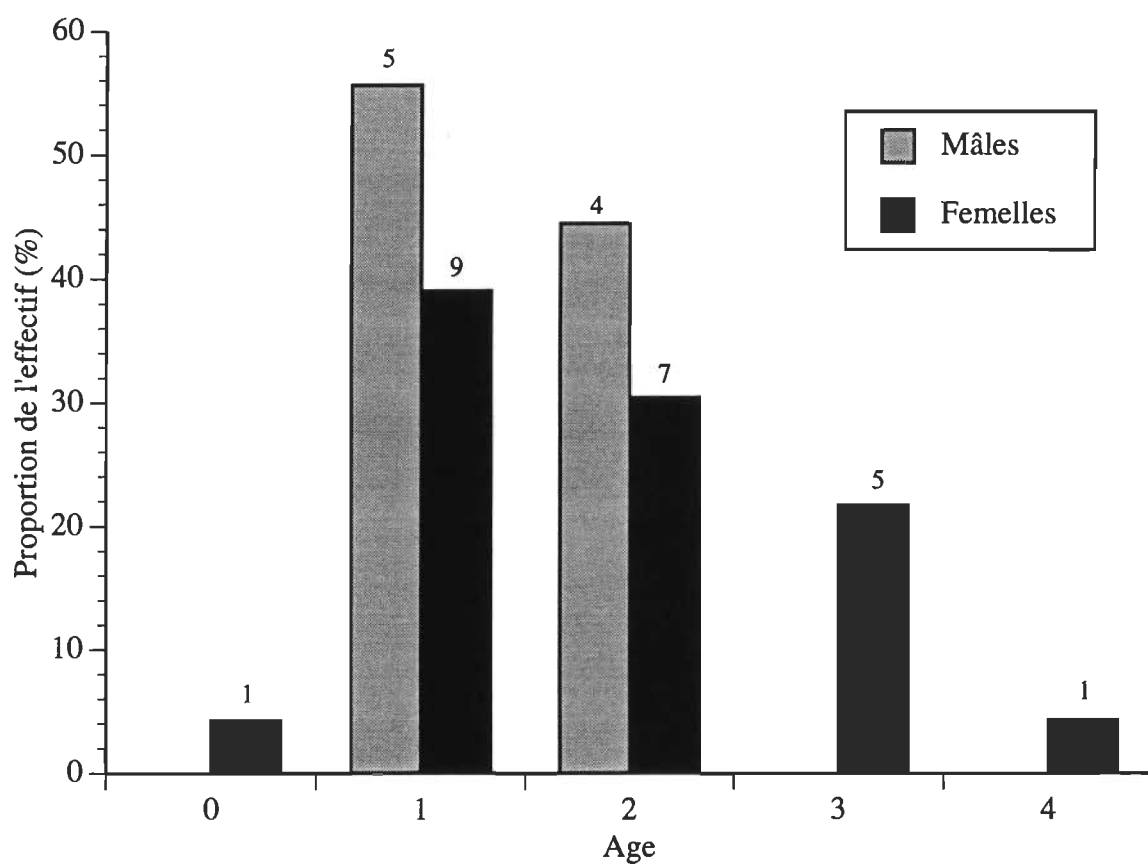


Figure 15. Structure d'âge des Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lac Mastigou, printemps et été 1991; le nombre absolu de spécimens est illustré au-dessus des colonnes

**Lacs Chamberlain,
Lafond et Montour**

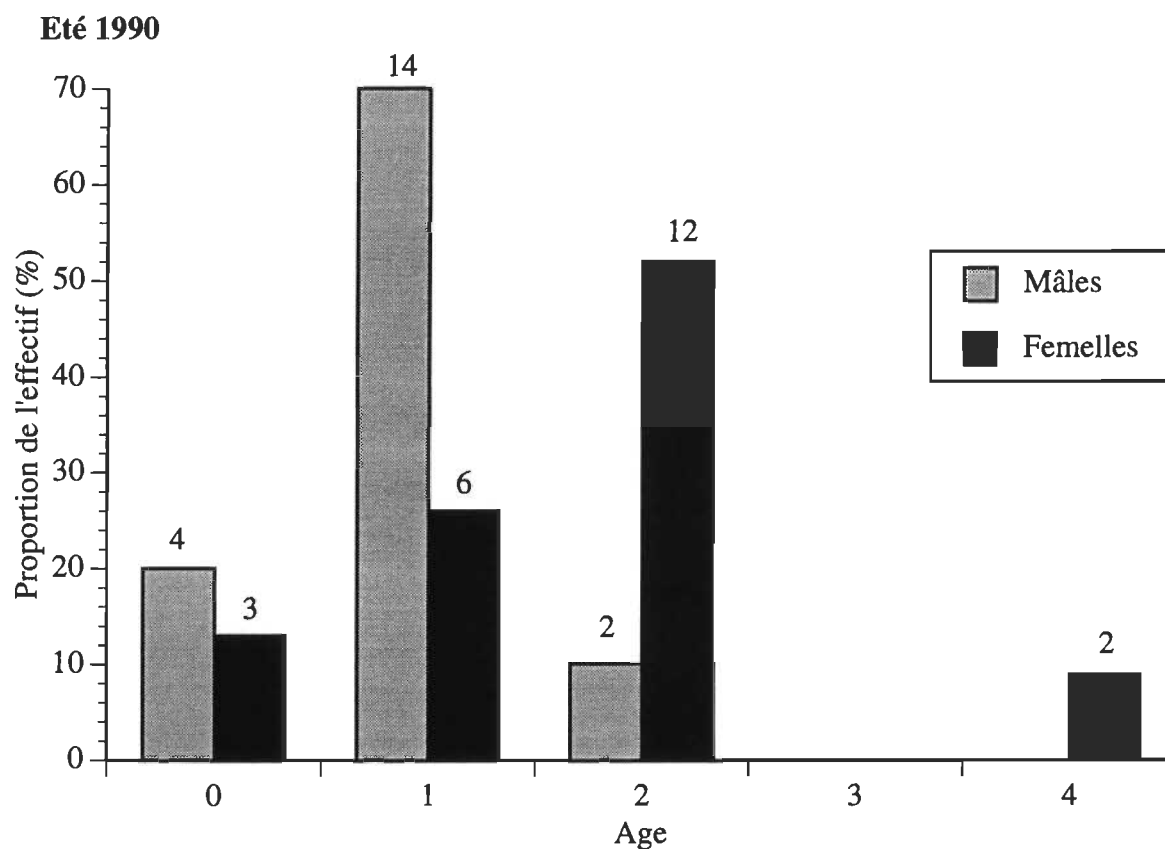


Figure 16. Structure d'âge des Grenouilles du Nord provenant de la réserve Mastigouche, lacs Chamberlain, Lafond et Montour, 1990; le nombre absolu de spécimens est illustré au-dessus des colonnes

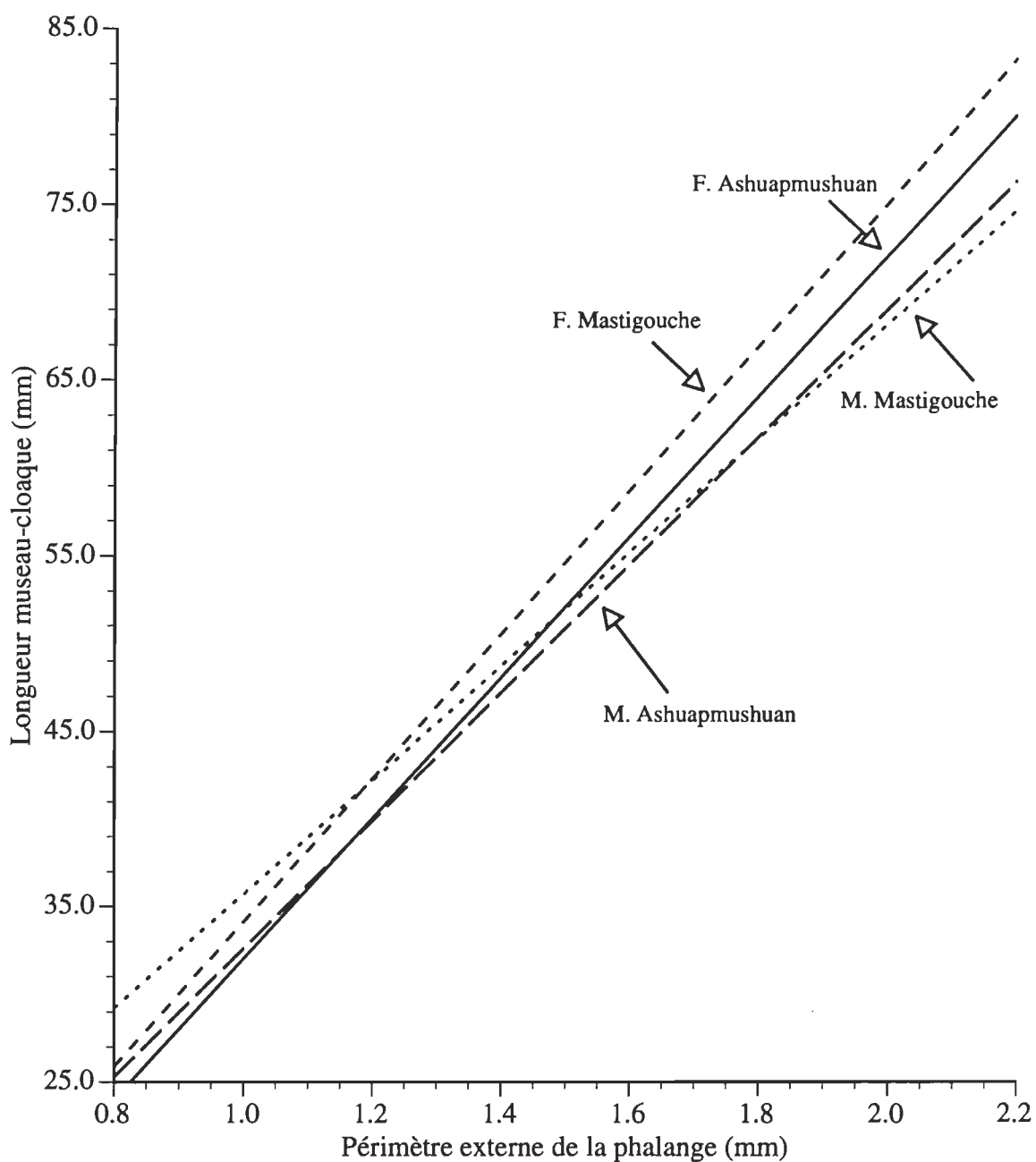


Figure 17. Droites d'estimation de la longueur museau-cloaque en fonction du périmètre externe de la phalange chez les Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche

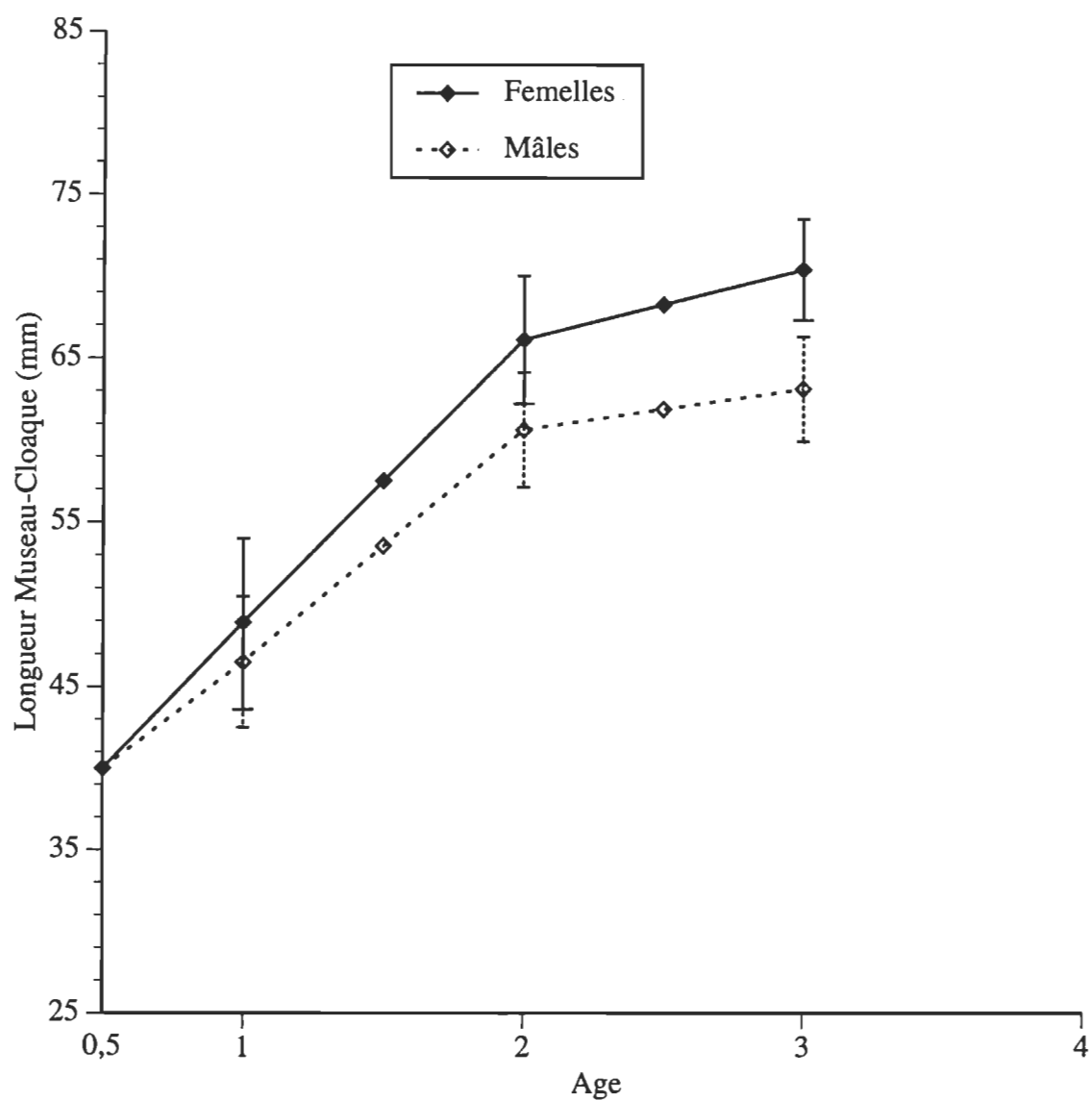


Figure 18. Croissance en longueur des Grenouilles du Nord tel qu'établi par le rétrocalcul; individus provenant de la réserve Ashuapmushuan, 1990 et 1991. Le point d'origine est basé sur le moment présumé de la métamorphose, à 6 mois de vie.

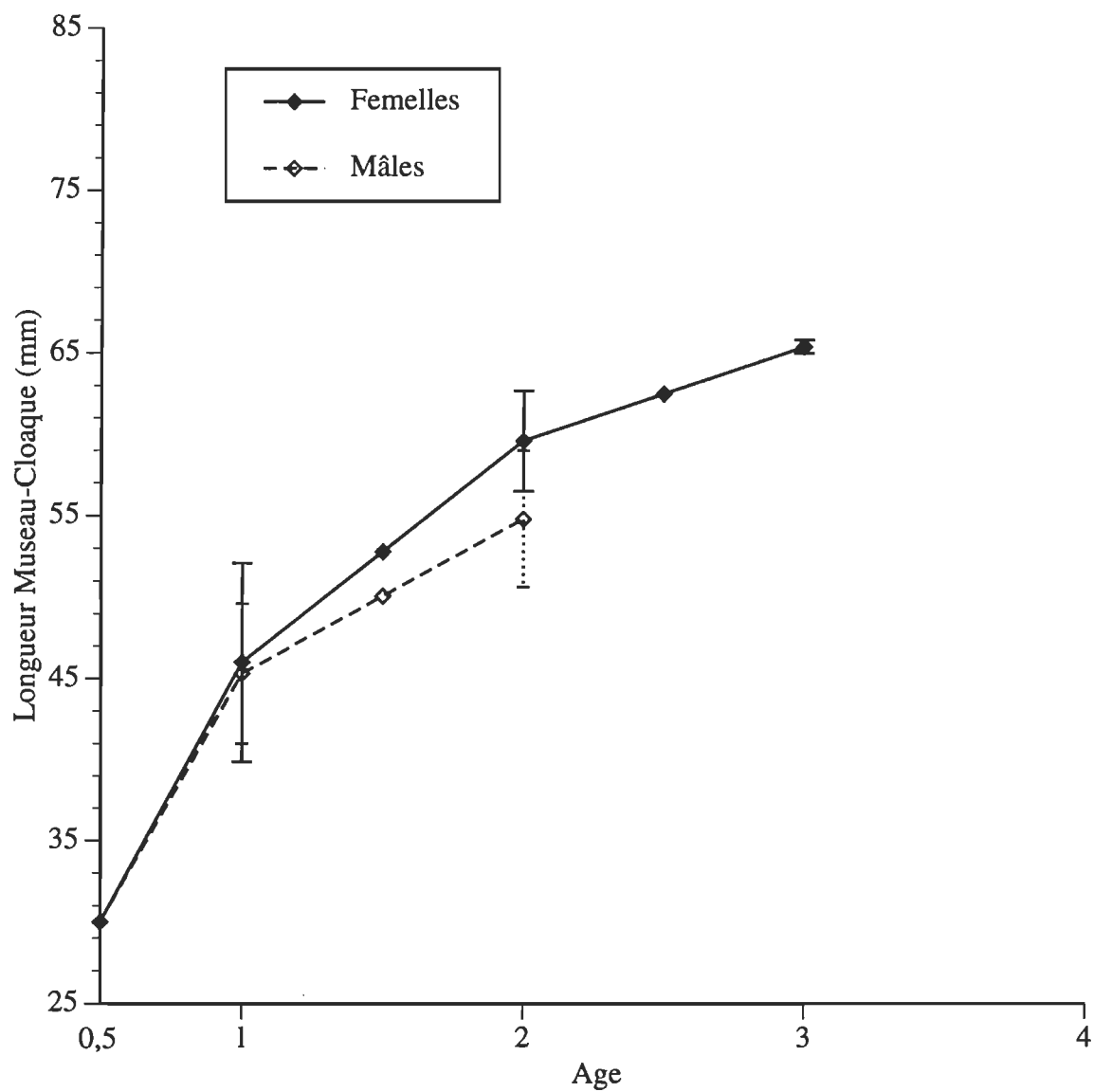


Figure 19. Croissance en longueur des Grenouilles du Nord tel qu'établi par le rétrocalcul; individus provenant de la réserve Mastigouche, lac Smith (allopatrie), 1990 et 1991. Le point d'origine est basé sur le moment présumé de la métamorphose, à 6 mois de vie.

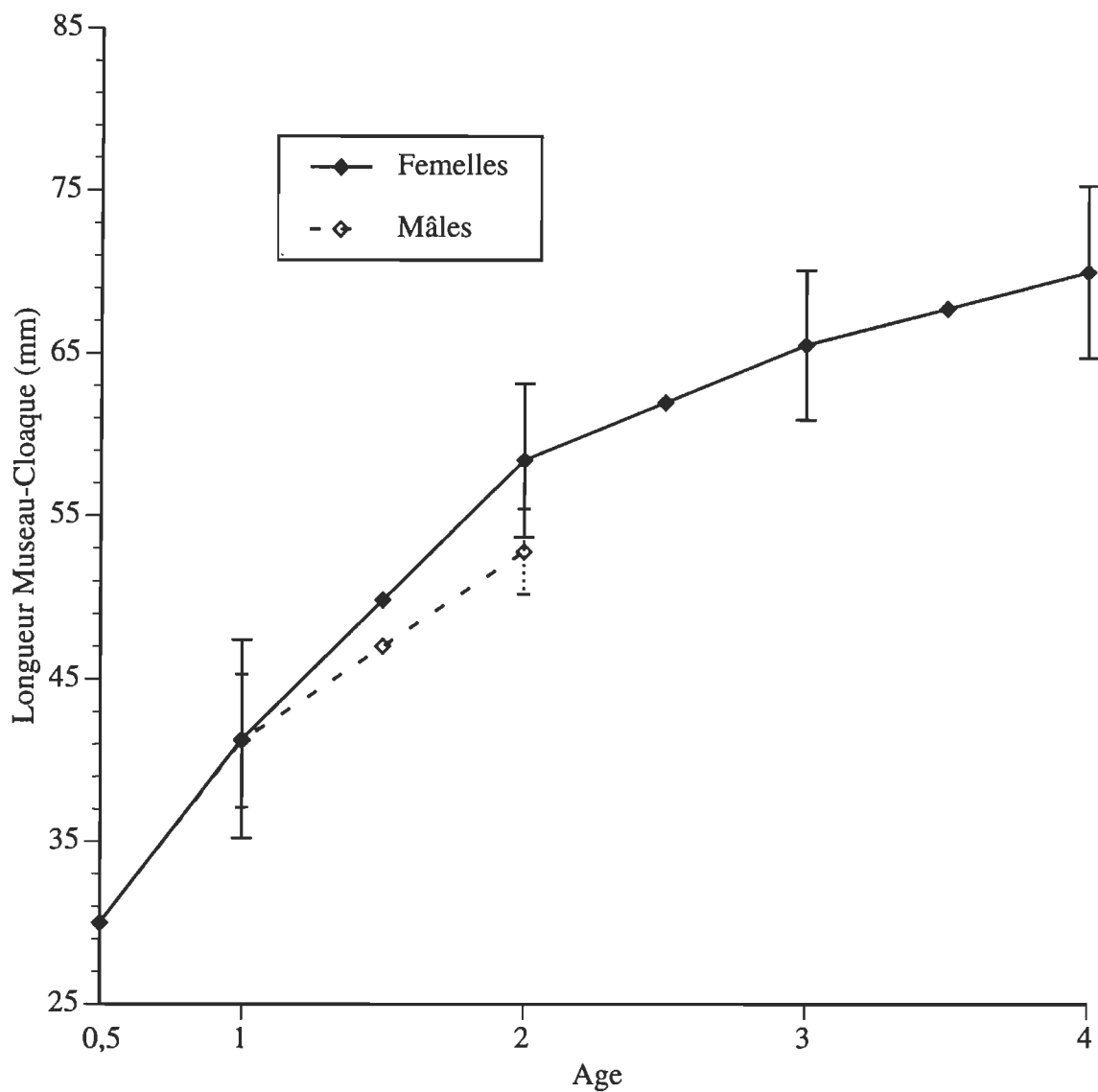


Figure 20. Croissance en longueur des Grenouilles du Nord tel qu'établi par le rétrocalcul; individus provenant de la réserve Mastigouche, lacs Chamberlain, Lafond, Mastigou et Montour (sympatrie), 1990 et 1991. Le point d'origine est basé sur le moment présumé de la métamorphose, à 6 mois de vie.

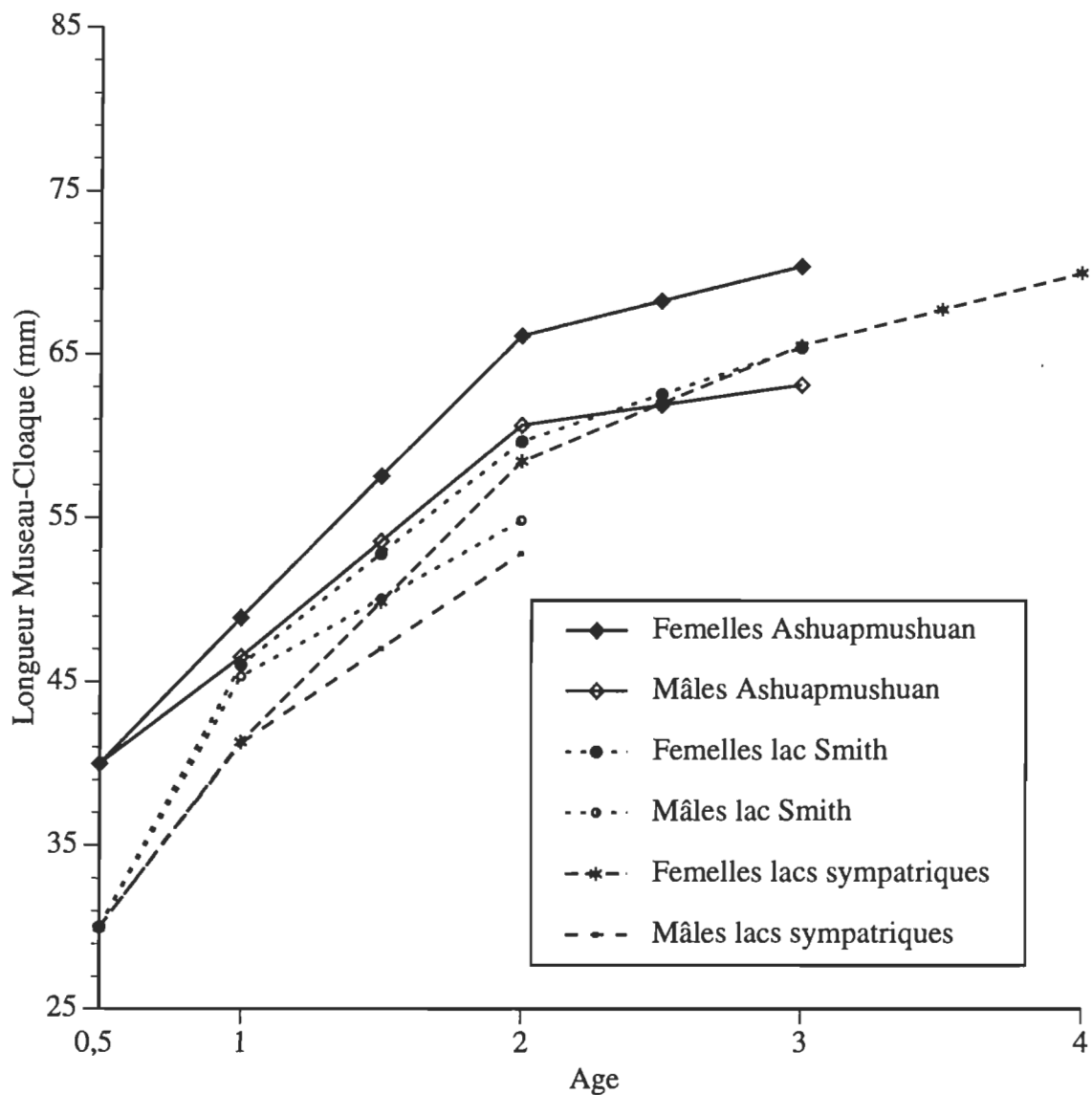


Figure 21. Croissance en longueur des Grenouilles du Nord tel qu'établi par le rétrocalcul, individus provenant de la réserve Ashuapmushuan, du lac Smith et des lacs sympatriques de la réserve Mastigouche, 1990 et 1991. Le point d'origine est basé sur le moment présumé de la métamorphose, à 6 mois de vie.

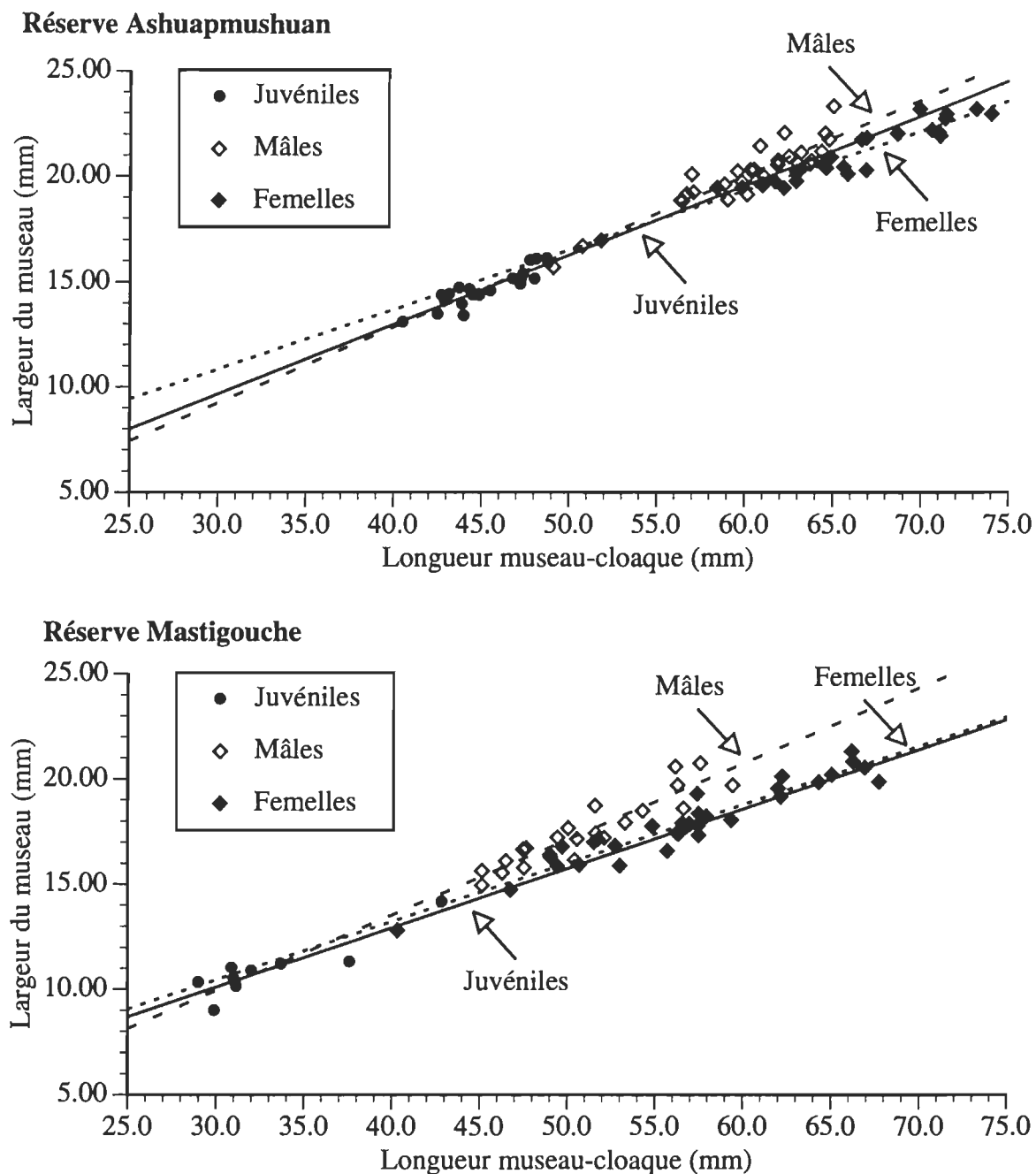


Figure 22. Droites d'estimation de la largeur du museau en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990

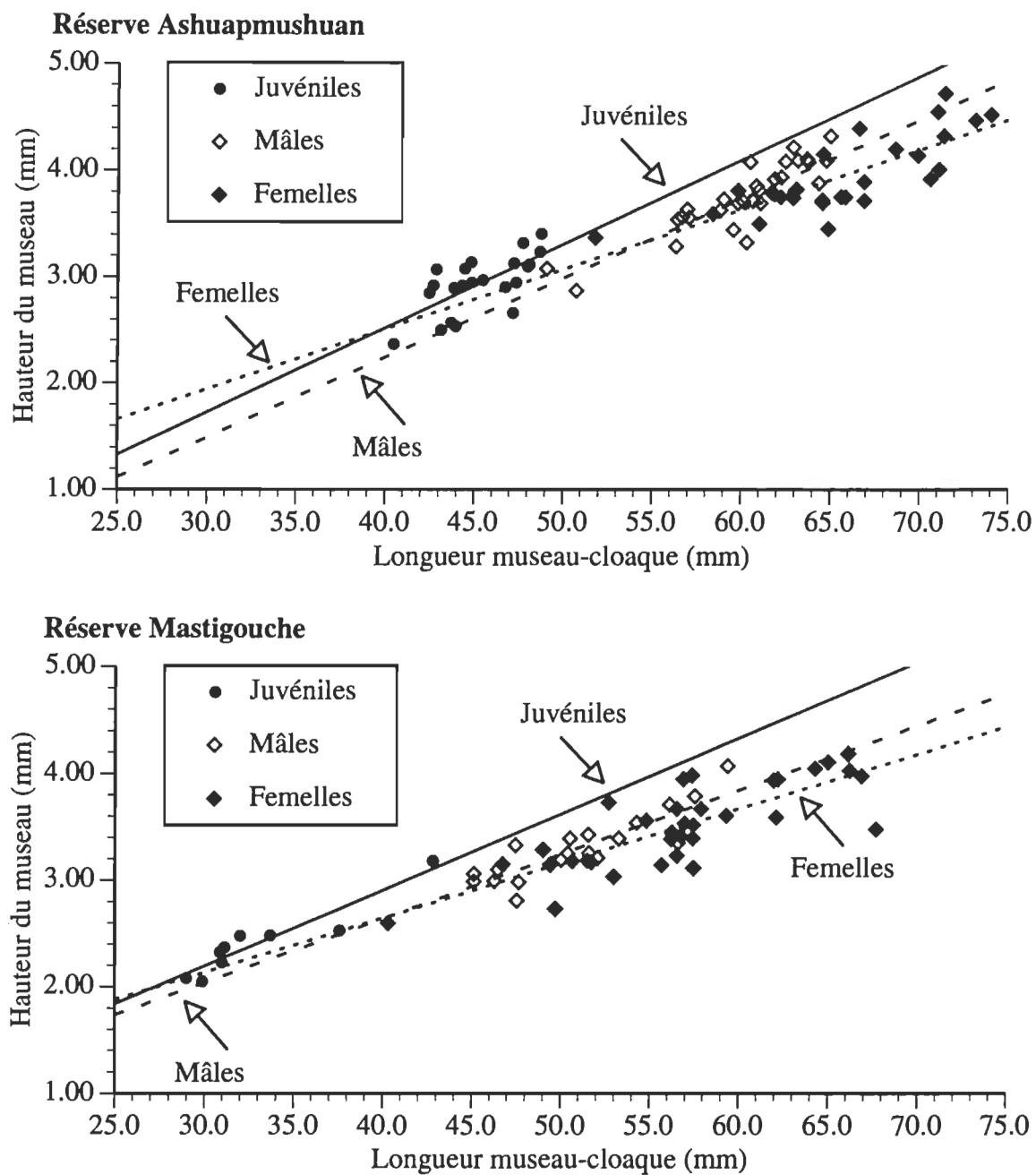


Figure 23. Droites d'estimation de la hauteur du museau en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990

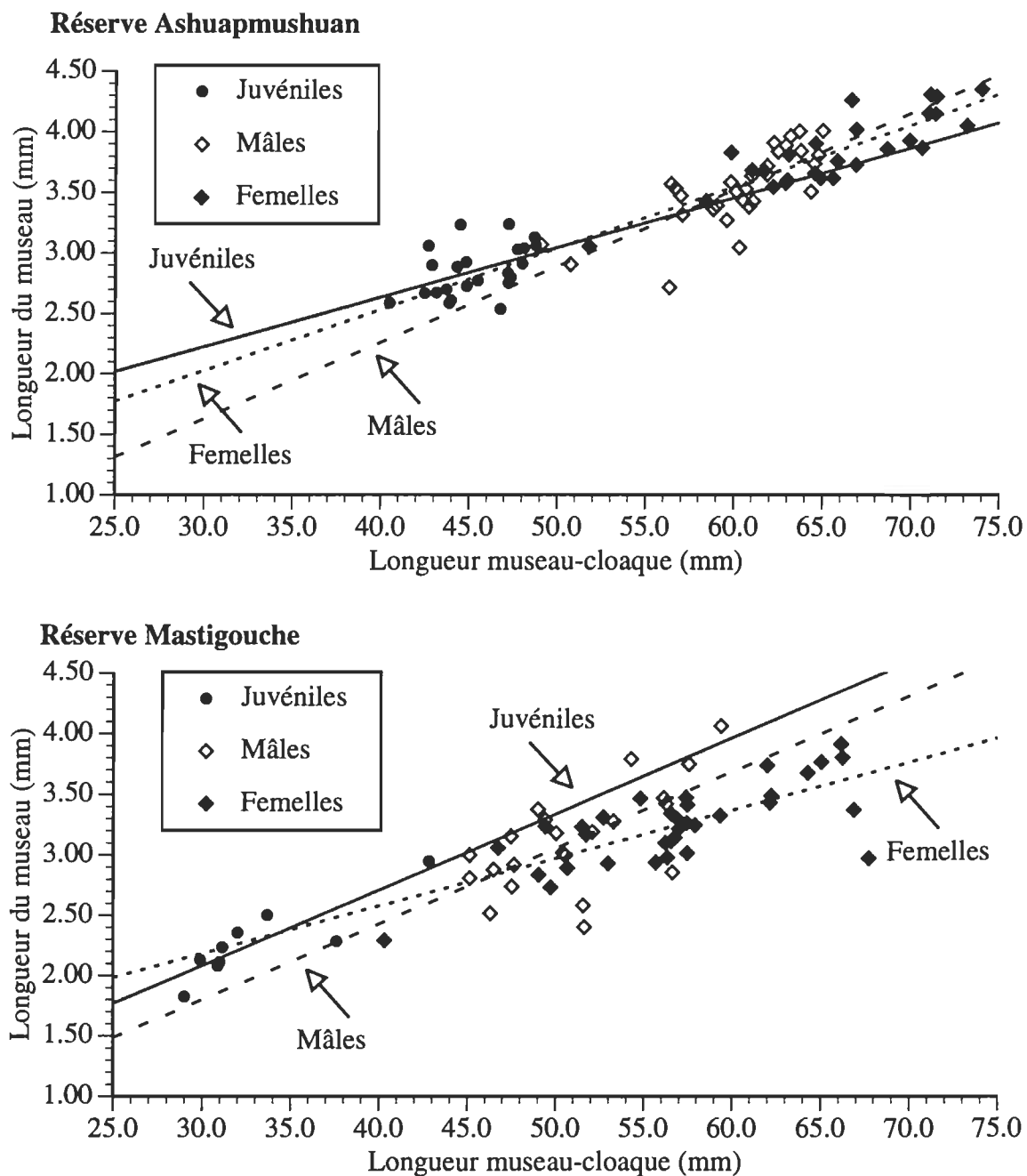


Figure 24. Droites d'estimation de la longueur du museau en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990

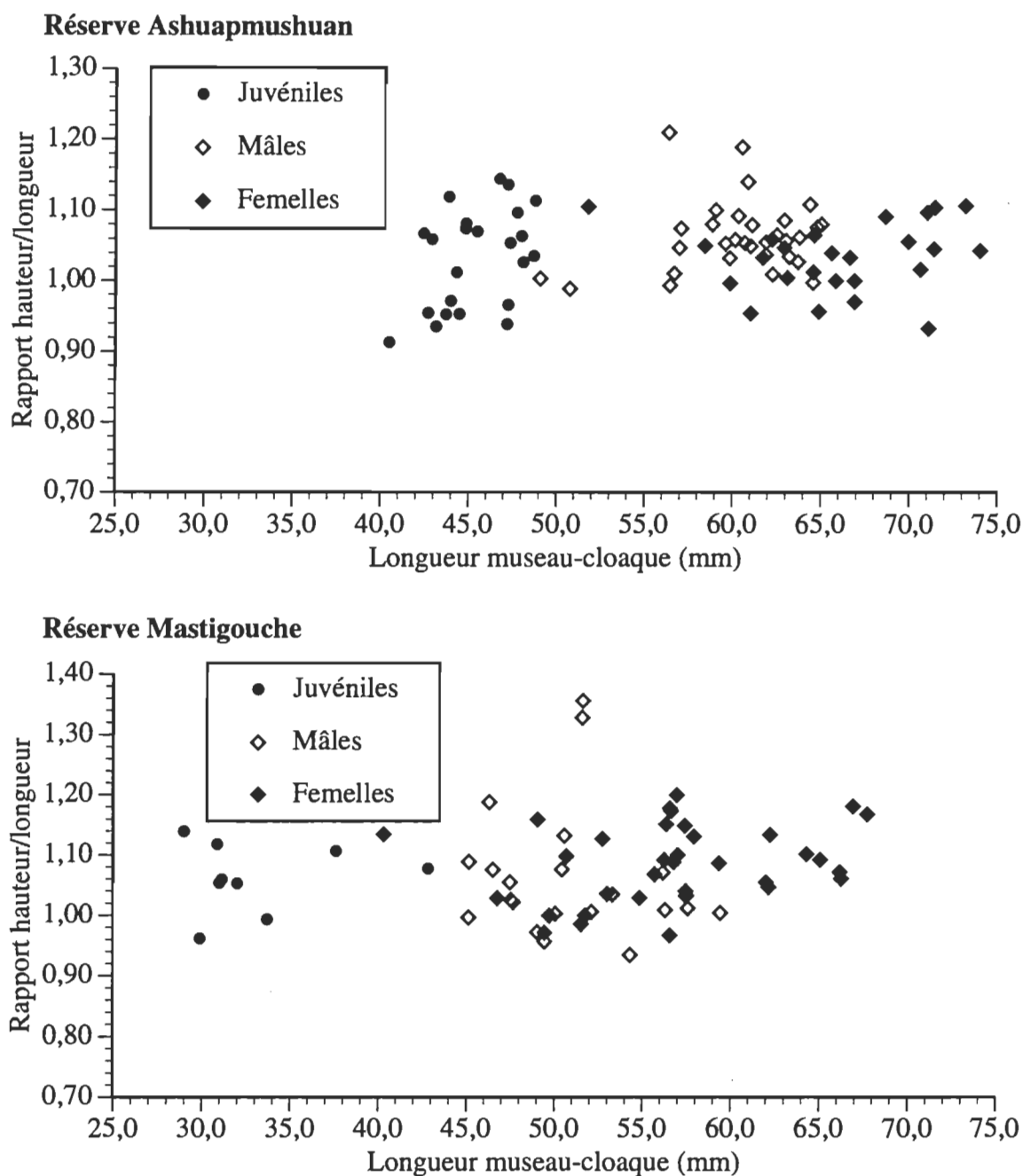


Figure 25. Diagrammes de dispersion du rapport hauteur/longueur du museau en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche en 1990; aucune corrélation significative ne fut observée quant à cette relation

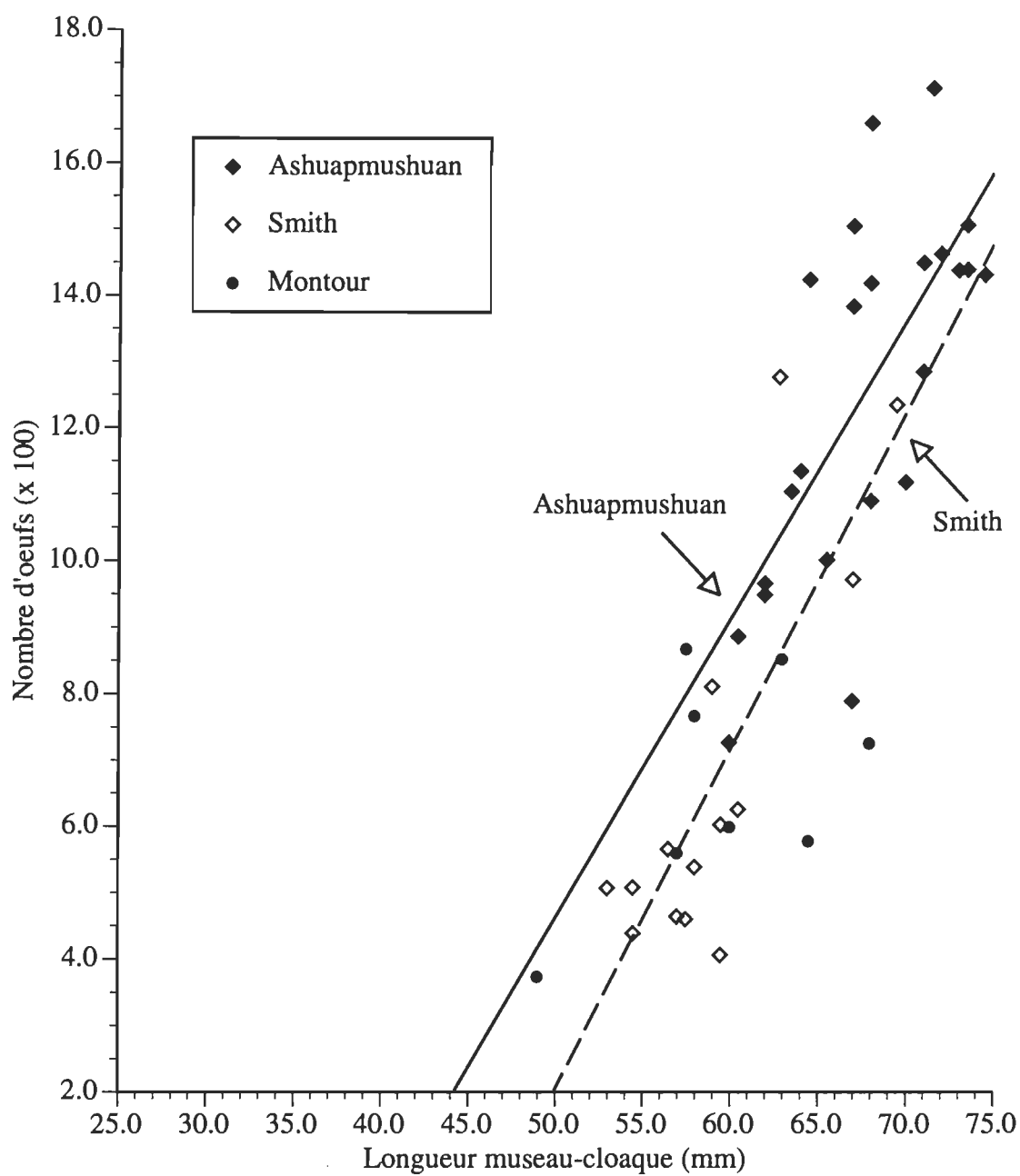


Figure 26. Droites d'estimation du nombre d'oeufs en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche (lacs Smith et Montour); la relation n'était pas significative chez les femelles du lac Montour

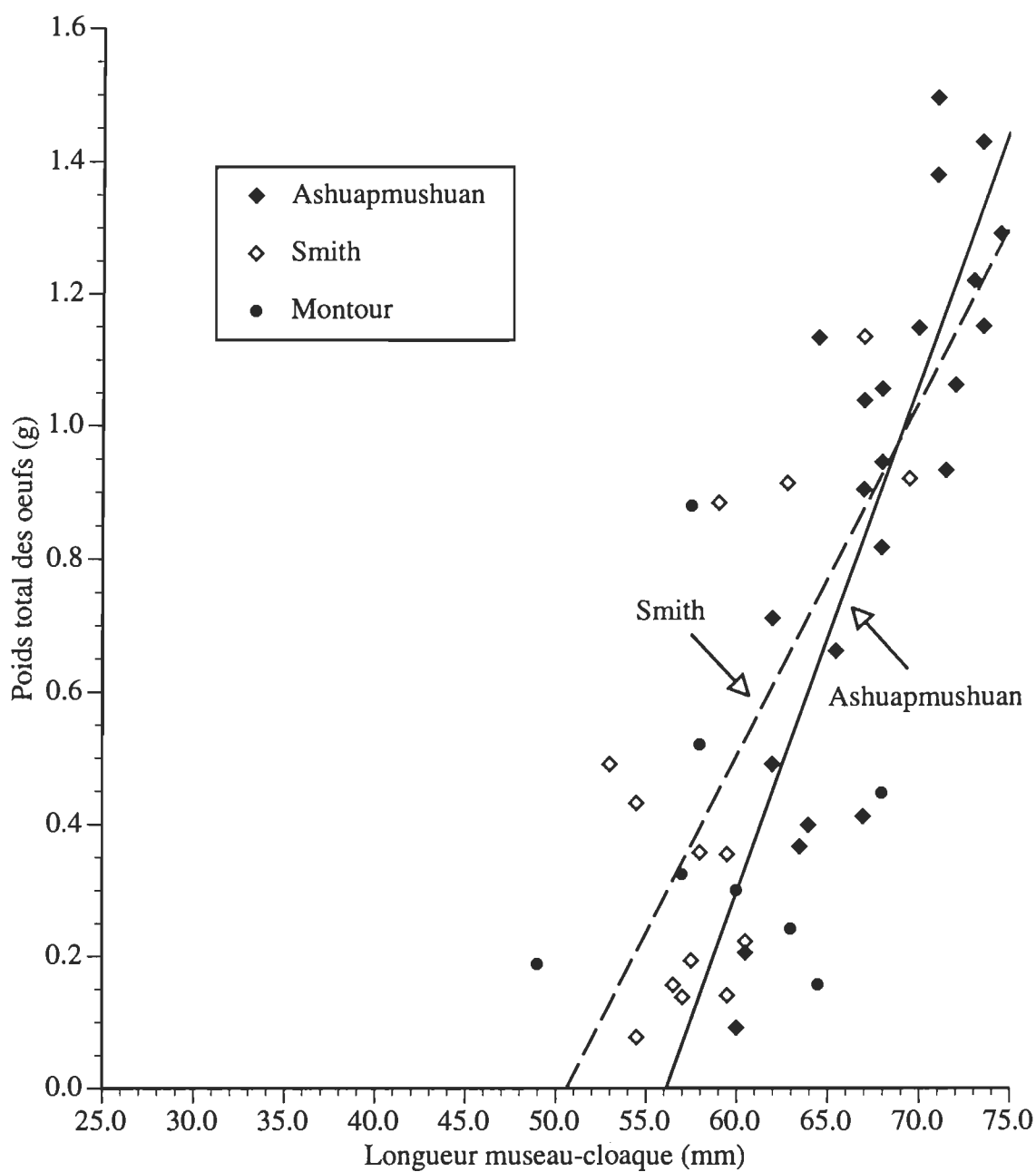


Figure 27. Droites d'estimation du poids total des oeufs en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche (lacs Smith et Montour); la relation n'était pas significative chez les femelles du lac Montour

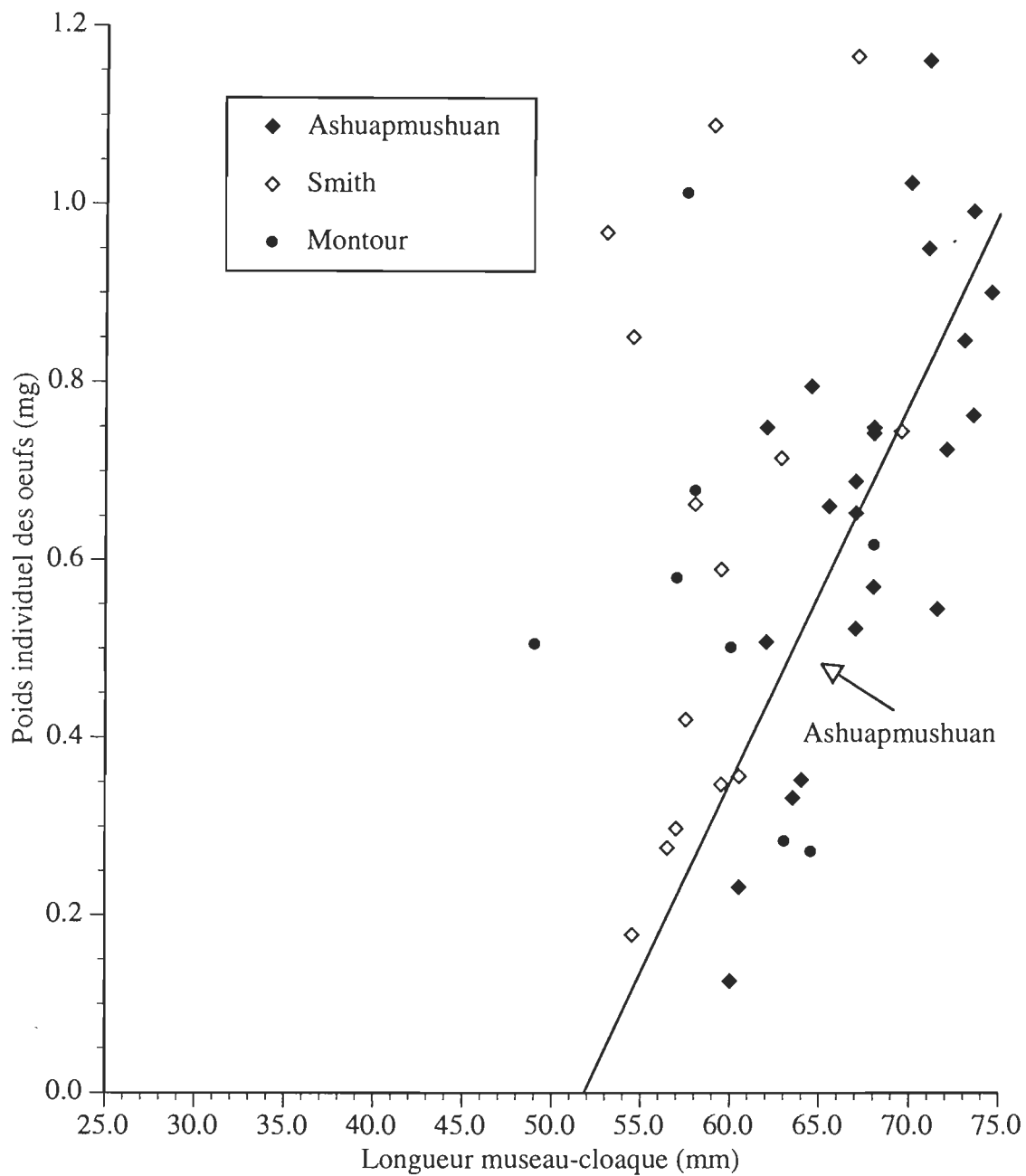
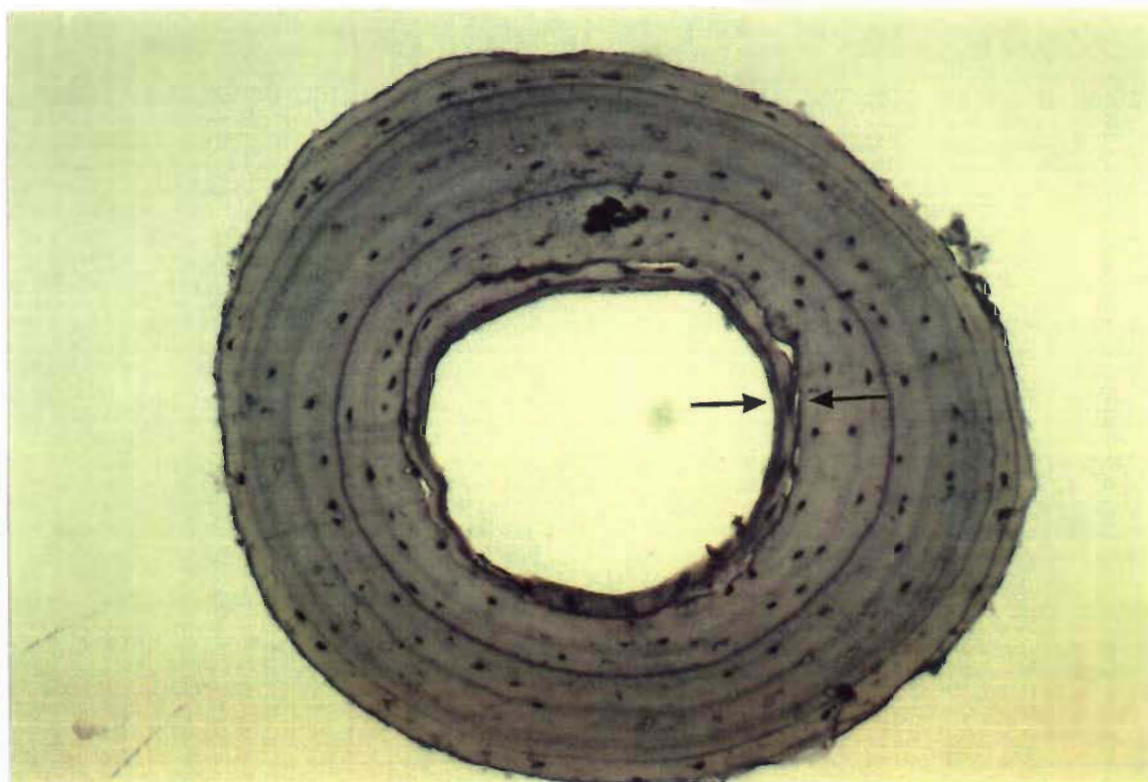
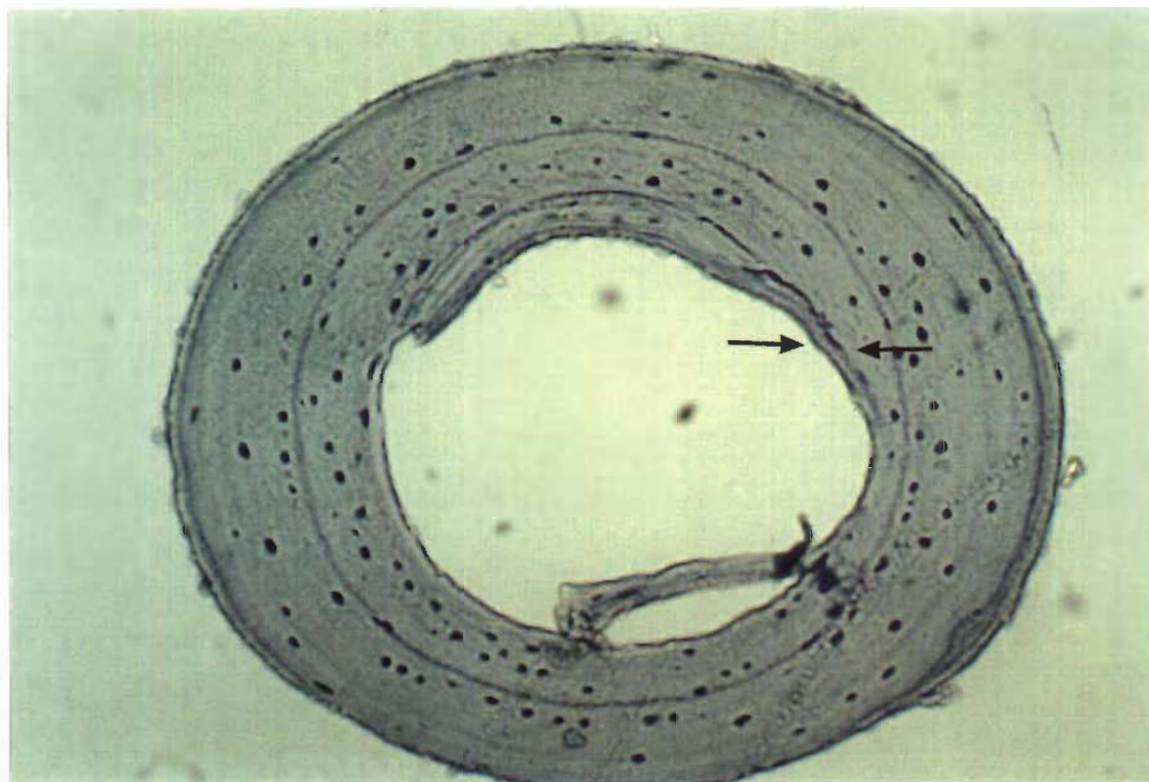


Figure 28. Droite d'estimation du poids individuel des oeufs en fonction de la longueur museau-cloaque des Grenouilles du Nord femelles capturées dans les réserves Ashuapmushuan et Mastigouche (lacs Smith et Montour); la relation n'était significative que chez les femelles de la réserve Ashuapmushuan



Photos 1 et 2. Coupes transversales diaphysaires de phalanges de Grenouilles du Nord, contenant une couche d'os endostéal à l'intérieur de la cavité médullaire (flèches)



Photo 3. Coupe transversale diaphysaire de phalange de Grenouille du Nord, contenant des ostéones (flèches)

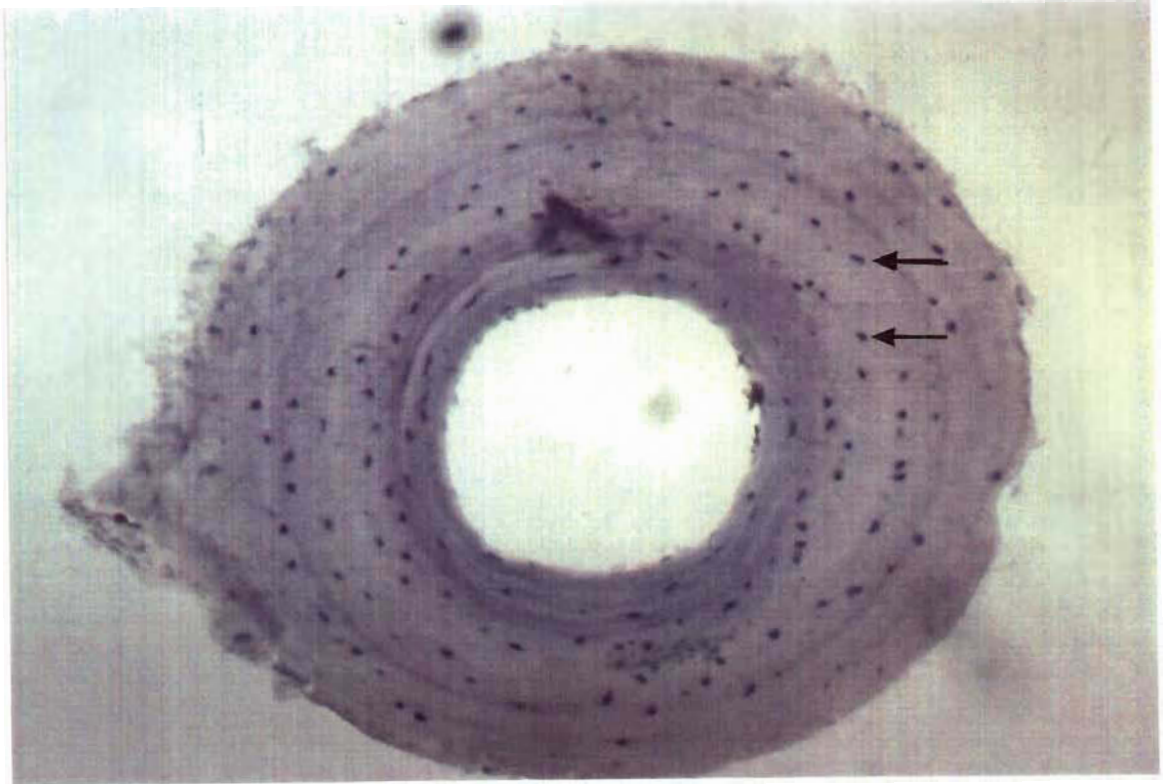


Photo 4. Coupe transversale diaphysaire de phalange de Grenouille du Nord provenant du lac Lafond; flèches = ostéocytes

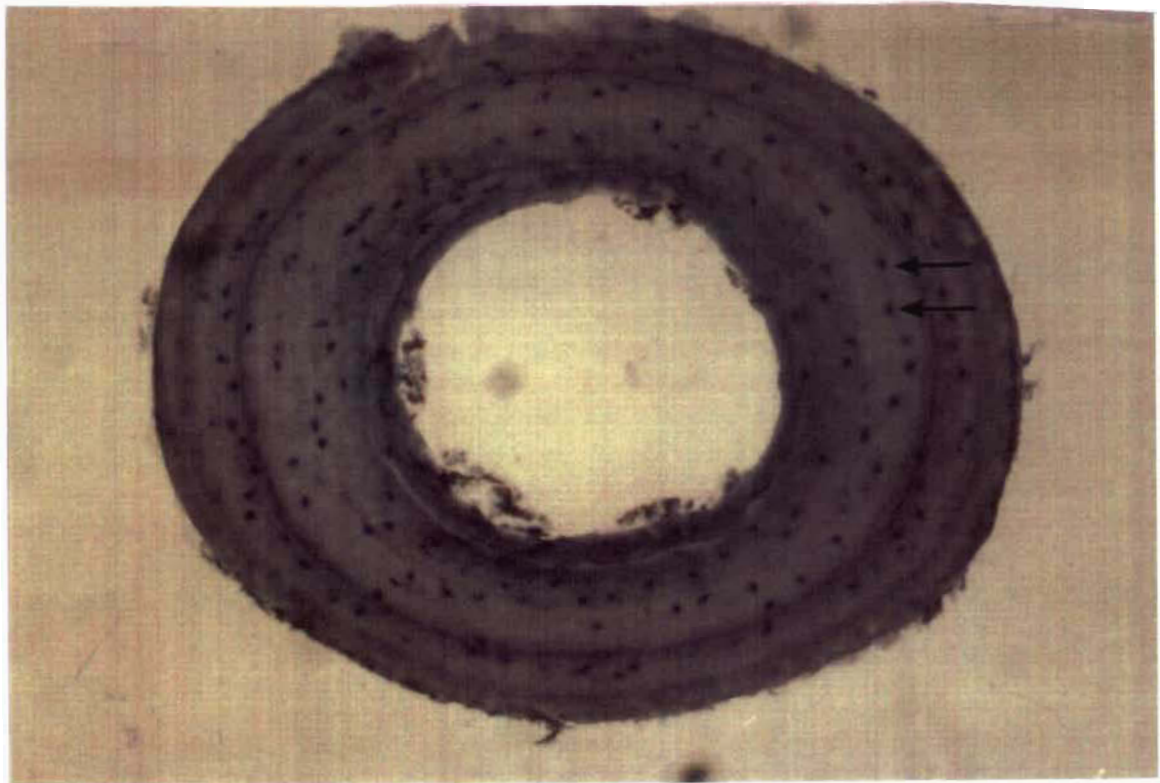


Photo 5. Coupe transversale diaphysaire de phalange de Grenouille du Nord provenant du lac Smith; flèches = ostéocytes

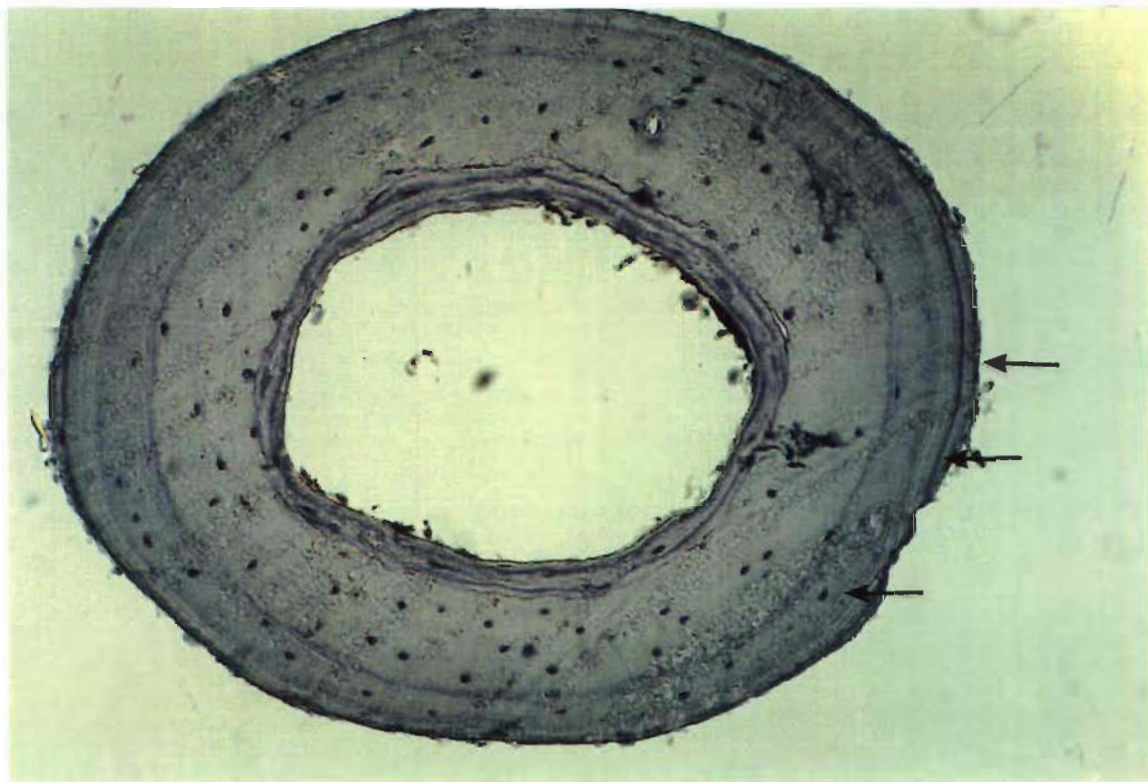


Photo 6. Coupe transversale diaphysaire de phalange de Grenouille du Nord provenant de la réserve Ashuapmushuan; flèches = LAC

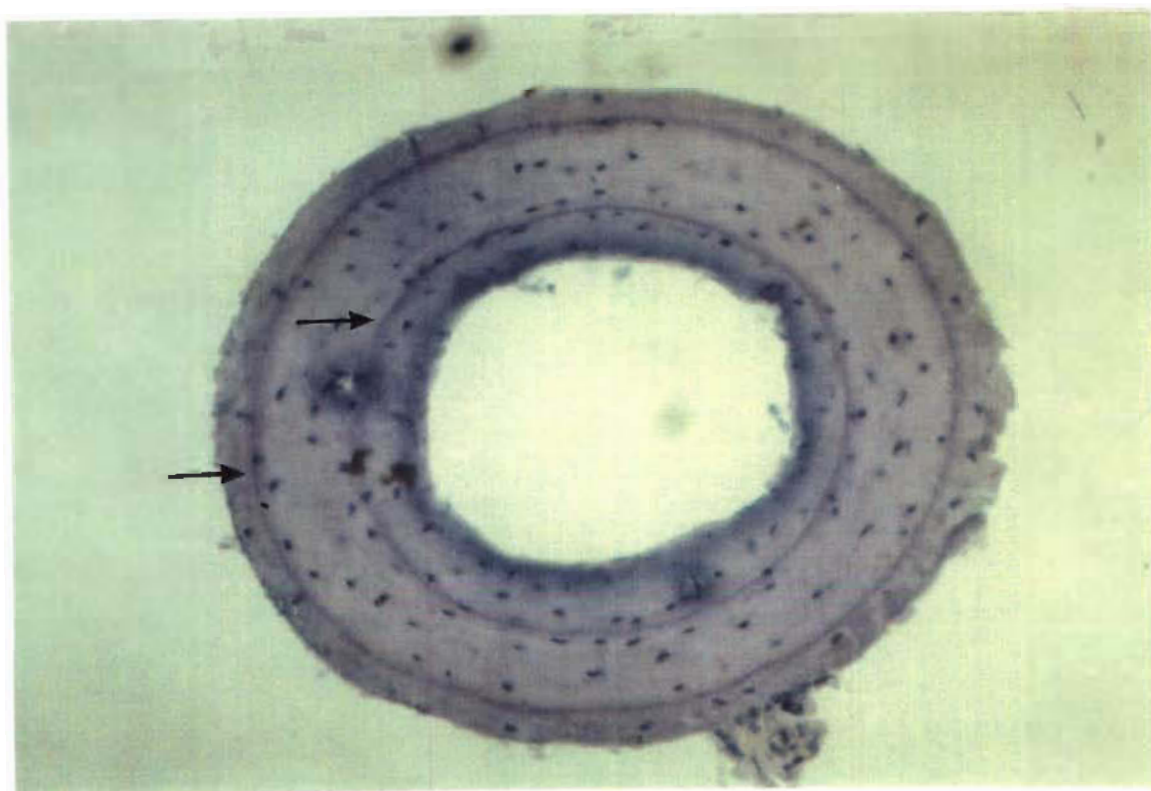
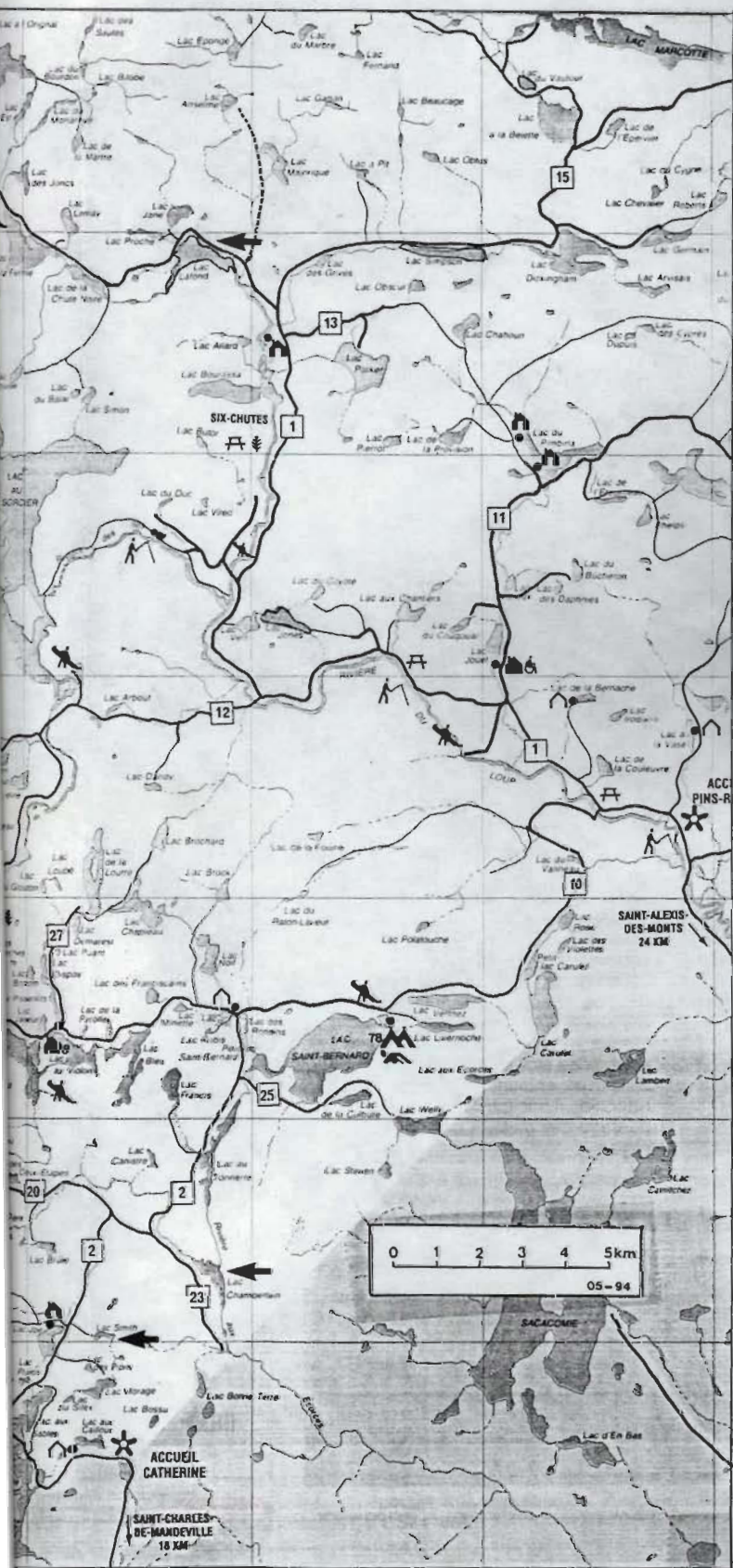


Photo 7. Coupe transversale diaphysaire de phalange de Grenouille du Nord provenant de la réserve Mastigouche; flèches = LAC



pouche (flèches)